

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Barbora Straková

Evolutione velikosti mozku a encefalizace u ptáků

Evolution of brain size and encephalization in birds

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Mgr. Pavel Němec, PhD.

Praha, 2016

## PODĚKOVÁNÍ

Ráda bych zde poděkovala svému školiteli Pavlu Němcovi za jeho podporu a cenné připomínky. Dík patří i mým přátelům a kolegům, zejména Filipovi, Evě a Lauře, protože sdílená panika se sice nevyrovná sdílené radosti, přesto dokáže překvapivě povzbudit na duchu. Nesmím opomenout ani svou rodinu, zvláště svého přítele, kterým děkuji, že se mnou měli v průběhu psaní takovou trpělivost.

## PROHLÁŠENÍ

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 13. 5. 2016

Podpis:

## ABSTRAKT

Obratlovci vykazují vysokou mezidruhovou variabilitu ve velikosti mozku. Nezávisle na sobě se vyvinuly velké mozky u ptáků a savců. Přes mnohé zásadní rozdíly v jejich anatomické stavbě recentní studie ukazují, že rozsáhlé oblasti koncového mozku ptáků jsou homologické palliu savců. Relativní velikost ptačího mozku je srovnatelná s tímtéž u savců a mnohem větší než relativní velikost mozku nelétajících plazů. Přesto konkrétní selekční tlaky, jež jsou spjaté s evolucí velkého mozku, zůstávají stále neobjasněné. Komparativní analýzy identifikovaly mnoho různých znaků jako je velikost těla, rychlost metabolismu, maternální investice, rodičovská péče, prodloužení růstu, pářící systém a migrace, jako důležité koreláty relativní velikosti mozku. Naopak socialita pravděpodobně není u ptáků spjata s vývojem velkého mozku. Ukazuje se také, že některé behaviorální znaky, jako je zpěv či skladování potravy korelují s velikostí těch částí mozku, jež se na těchto typech chování podílejí. Budoucí studie by měly nejen hledat nové, ale i zahrnout již známé koreláty velikosti mozku a modelovat průběh evoluce pomocí moderních statistických nástrojů. Jen tak bude možné rozluštit složitou spleť vzájemných vztahů mezi proměnnými a odhalit jejich efekt na evoluci mozku ptáků.

**Klíčová slova:** intelligence, evoluce mozku, ptáci, review, komparativní neurobiologie

## ABSTRACT

Vertebrates show dramatic interspecific variation in the size of their brains. Large and complex brains evolved independently in birds and mammals. Despite many fundamental differences in their anatomical organization, recent evidence indicates that extensive regions of the avian cerebrum are homologous to pallial components of the mammalian brain. Birds have brains that are comparable in their relative size to the brains of mammals, and much larger than the brains of non avian reptiles. However, the selection pressures that have driven evolution of avian brains remain poorly understood. Comparative analyses identified various traits such as body size, metabolic rate, maternal investment, parental care, prolonged development, mating system and migratory behaviour as important correlates of relative brain size. By contrast, there seems to be a little evidence that sociality favour the evolution of large brains in birds. It has also been shown that particular behaviours such as song learning or food-hoarding correlate with size of those brain regions that participate in these behaviours. Future studies should not only look for novel determinants of brain size but also include known correlates and utilize path analysis modelling to describe the direct, indirect and spurious dependencies among these variables and to untangle their effects on the evolution of avian brain size.

**Keywords:** intelligence, brain evolution, birds, review, comparative neurobiology

# OBSAH

<b>1</b>	<b>Úvod.....</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>Struktura ptačího mozku.....</b>	<b>2</b>
2.1	Tradiční pohled.....	2
2.2	Nový pohled.....	3
2.2.1	Pallium.....	3
<b>3</b>	<b>Jak měřit mozek? .....</b>	<b>6</b>
3.1	Celková velikost mozku.....	6
3.2	Velikost těla .....	7
3.2.1	Gigantismus a nanismus.....	7
3.3	Velikost jednotlivých částí mozku .....	8
<b>4</b>	<b>Metabolismus a energetické aspekty velikosti mozku .....</b>	<b>9</b>
4.1	Zvýšení úrovně bazálního metabolismu .....	10
4.2	Teplota.....	10
4.3	Hypotéza nákladné tkáně.....	11
4.3.1	Svaly a let .....	12
4.3.2	Migrace .....	13
<b>5</b>	<b>Životní strategie.....</b>	<b>13</b>
5.1	Ontogenetický vývoj.....	14
5.2	Mateřská investice.....	16
5.3	Senescence .....	17
<b>6</b>	<b>Behaviorální znaky .....</b>	<b>17</b>
6.1	Sociální hypotéza.....	19
6.1.1	Velikost skupiny .....	19
6.1.2	Pářící systém .....	20
6.1.3	Kooperativní hnízdění a rodičovská péče .....	21
6.2	Hnízdní parazitismus .....	22
6.3	Zpěv .....	23
6.4	Stavba loubí.....	24
6.5	Ukládání potravy .....	25
6.6	Noční aktivita .....	25
<b>7</b>	<b>Domestikace .....</b>	<b>26</b>
<b>8</b>	<b>Závěr.....</b>	<b>28</b>
<b>9</b>	<b>Literatura.....</b>	<b>30</b>

# 1 ÚVOD

Velikost mozku se mezi obratlovci velmi liší a to i na úrovni jednotlivých druhů. Evoluci mozku a jeho velikosti je věnováno značné výzkumné úsilí. Zvláště intenzivně studované jsou linie ptáků a savců, kde nacházíme relativně i absolutně mozky největší. V tradičním pojetí (Edinger 1908) se předpokládalo, že se mozek během evoluce převážně zvětšoval a to disproportčně, zejména v oblasti koncového mozku. Jedná se o obecně převládající názor přijímaný i u ptáků, nicméně naše poznatky jsou útržkovité a limitované nedostatečným fosilním záznamem (například Slack a kol. 2006; Ashwell a Scofield 2008; Milner a Walsh 2009; Walsh a Milner 2011). Někteří autoři přesto naznačují, že právě expanze koncového mozku hrála zásadní roli u předchůdců moderních ptáků, kteří tak byli schopni konkurovat ptakoještěřům (Slack a kol. 2006).

Během let tak byla navržena řada selekčních tlaků a evolučních omezení, které by se na evoluci mozku mohly podílet. Velikost mozku závisí na velikosti těla (Jerison 1973), nikoli však absolutně. Část variability ve velikosti mozku bývá vysvětlována jak fyziologickými, tak ekologickými vlivy. Metabolicky se jedná o velmi náročný orgán (Mink a kol. 1981) vyžadující neustále dostatečný přísun energie. Na druhou stranu, velký mozek přináší výhody často spojované s behaviorální flexibilitou a schopností učení a může tak být cílem přírodního výběru (Sol a kol. 2007). Avšak přímá souvislost mezi inteligencí a velikostí mozku je spíše předpokládána než spolehlivě prokázána (Roth a Dicke 2005). Evoluci mozku tak doprovází trade-off mezi investicí energie do vývoje a udržování velkého mozku a benefity, které velký mozek přináší.

Výzkum byl po dlouhá léta veden pod vlivem antropocentrického pohledu, a tak většina studií byla prováděna na savcích. Relativní velikost mozku ptáků (odvozená ze vztahu velikosti mozku a velikosti těla) je srovnatelná s tímtéž u savců a výrazně větší než relativní velikost mozku u nelétavých plazů (Striedter 2005). V posledních letech se ptákům opět dostalo zvýšené pozornosti, zejména díky přehodnocení homologií mezi ptačím a savčím mozkem (Reiner a kol. 2004a) a rozpoznání překvapivě komplexních kognitivních schopností. Vrány novokaledonské (*Corvus moneduloides*) jsou pověsné svou schopností vyrábět a užívat nástroje (Hunt a Gray 2004), straky (*Pica pica*) se rozpoznají v zrcadle (Prior a kol. 2008) a sameček papouška šedého (*Psittacus erithacus*) Alex uměl počítat a byl schopen vytvářet jednoduché věty (Pepperberg 2002). Výzkum evoluce ptačích mozků tak jednak navázal na starší klasické komparativní studie (Bennett a Harvey 1985), jednak se pokouší nalézt koreláty kognitivních schopností.

Mým cílem je shrnout dostupné informace o evoluci velikosti mozku u ptáků. V první kapitole se věnuji změně nahlížení na ptačí mozek, která do velké míry ovlivnila pozdější studie. Při výzkumu se využívá mnoho rozdílných metodických přístupů, a proto se krátce věnuji i metodice. Vzhledem k energetické náročnosti mozku jsou často diskutovány jeho metabolické nároky, skrze které mohou na evoluci mozku působit další energeticky náročné znaky, jako je například migrace. V druhé části pak uvádím prozkoumané behaviorální

faktory spojené s kognitivními nároky, tradičně je zkoumána sociální komplexita, či zaznamenané formy inovativního chování. Některé znaky, jako je například stavba loubí či zpěv, mohou být cílem pohlavního výběru a jejich evoluce může být spřažena se zvětšením určitých oblastí mozku. Na závěr uvádím nejčastěji zmiňované problémy spojené s využitím komparativních analýz.

## 2 STRUKTURA PTAČÍHO MOZKU

Každá vědecká práce je vždy ovlivněna dobou, ve které vzniká. Dané paradigma se odráží nejen v metodických přístupech, ale i v interpretaci pozorovaného a tvaruje tak naše poznání. Jak však popsal již Thomas Kuhn, zapomeňme na kontinuální vývoj vědy, dané paradigma se nepřetváří, ale je změněno obvykle náhle vědeckou revolucí (Kuhn 1962). Největší taková revoluce, která odstartovala období „moderní biologie“, je samozřejmě spojena s uveřejněním knihy Charlese Darwina (1859) *Opůvodu druhů*. Poněkud skromnější, tichou revolucí zaznamenala i srovnávací anatomie mozku v minulých 15 letech.

V oblasti neuroanatomie se na konci 19. a během většiny 20. století bylo evoluční nahlížení na vývoj mozkových struktur prosáknuto myšlenkou lineárního vývoje, která vykryštovala z aristotelovské představy *scala naturae*. Na počátku tohoto nazírání stáli zakladatelé srovnávací neuroanatomie, za všechny je snad možné jmenovat Ludwiga Edingera, kteří ovlivnili všechny další studie, určili terminologii celého odvětví a tedy i pomyslné mantinely disciplíny (Reiner a kol. 1998; Jarvis a kol. 2005). Naštěstí dochází v posledních letech k vymanění se z této tradice a otevírá se před námi zcela jiná perspektiva, jak nahlížet na ptačí mozek a jeho evoluci.

### 2.1 TRADIČNÍ POHLED

Ludwig Edinger byl jeden ze spoluzakladatelů university ve Frankfurtu, lékař a neuroanatom aktivní na počátku 20. století. Svou představou evoluce nervového systému postavil základní kameny celému odvětví. Rozdělil mozek na dva pomyslné celky – paleoencefalon a neoencefalon (Edinger 1908). Paleoencefalon byl tvořen starými strukturami, vlastními všem obratlovcům od kruhoústých po savce. Jako neoencefalon označoval struktury, které se v průběhu evoluce připojovaly na paleoencefalon *de novo*.

Paleoencefalon, podle Edingera, byl zodpovědný za reflexní chování a neumožňoval vyšší nervové funkce. Zároveň byl klíčový pro všechny základní funkce mozku, žádná z jeho oblastí by nemohla být ztracena, aniž by se to projevilo ve ztrátě související schopnosti pro určité chování či smysl (Edinger 1908). Vývoj od mozku plazů, kteří měli minimálně rozvinutý neoencefalon, pokračoval dvěma směry, k mozku ptáků a mozku savců. Docházelo k postupnému navyšování komplexity a vývoji koncového mozku. Zatímco však

mozku savců byl přisouzen další rozvoj neoencefala a tedy schopnost vyšších nervových funkcí, tak koncový mozek ptáků se vyvinul pouze z paleoencefala. Ptačí mozek byl tedy považován za homolog bazálních ganglií (Edinger 1908).

Edinger (1908), Kappers a kol. (1936) a další autoři vytvořili nomenklaturu jednotlivých částí koncového mozku s použitím dvou kmenových označení – *striatum* pro struktury vyvinuté z paleoencefala a *pallium* pro struktury odvozené od neoencefala. Ptáci podle této představy tedy nevyvinuli žádné rozsáhlé oblasti odvozené od *pallia* (Jarvis a kol. 2005). Jejich koncový mozek byl rozdělen na *paleostriatum augmentum*, *paleostriatum primitivum*, *lobus parolfactorius*, *archistriatum*, *neostriatum* a *hyperstriatum*.

Rozdíl v nahlížení na původ struktur mozku savců a ptáků vedl pak k rozdílnému přístupu i v jiných odvětvích biologie. Ptáci figurovali v mnoha klasických studiích jako modely pro instinktivní chování (např. Lorenz 1950).

## 2.2 NOVÝ POHLED

V průběhu 60. a 70. let došlo postupně ke snahám zpochybnit navyklé přijetí homologie mozku ptáků a plazů se *striatem*. Již Karten (1969) poukazuje na nutnost přehodnotit tradiční pohled. Ukázalo se například, že vysoká aktivita acetylcholin esterázy, u savců lokalizovaná v oblasti *neostriata*, je u ptáků pouze v oblasti *palaeostriatum augmentatum* a *lobus parolfactorius* a nikoliv v celém koncovém mozku, jak by tomu mělo být, pokud by celá oblast koncového mozku byla odvozena od *striata* (Karten 1969).

V pozdějších letech navázaly další studie (Reiner a kol. 1998; Cobos a kol. 2001) používající pro homologizaci struktur ptačího a savčího mozku znaky odvozené z embryonálního vývoje. Ukázalo se, že buňky *neostriata*, *nucleus accumbens* a část *tuberculum olfactorium* savců mají stejný embryonální původ jako *paleostriatum augmentatum* a *tuberculum olfactorium* u ptáků a to z dorzální části *subpallia*. Z ventrální zóny *subpallia* u savců vznikají buňky *pallida*, u ptáků struktury podle původní nomenklatury vedené jako *palaeostriatum primitivum* a ventrální *palaeostriatum*. Tyto studie prokázaly, že pouze část ptačího koncového mozku je homologická savčím bazálním gangliím, a to *paleostriatum augmentatum*, které je homologické savčímu *neostriatu*, a *paleostriatum primitivum*, které je homologické savčímu *globus pallidus* (Reiner a kol. 1998). Tím však byla otevřena palčivá otázka, kde hledat původ *archistriata*, *neostriata* a *hyperstriata*, tedy zbylých oblastí koncového mozku ptáků.

### 2.2.1 Pallium

Dnes již není pochyb, že zbylé struktury jsou odvozené od *pallia*, stejně jako kortex savců (Reiner a kol. 1998; Jarvis a kol. 2005), přestože mají zcela jiné cytoarchitektonické uspořádání. Kortex savců je uspořádán do vrstev, zatímco u ptáků má charakter nepříliš dobře rozlišené masy buněk (Ulinski 1983). Recentně byl však rozpoznán v ptačím mozku

určitý typ laminace a sloupcové uspořádání funkčně propojených populací buněk (Jarvis a kol. 2013). Homologii *palliálních* struktur potvrzuje mnoho studií založených na srovnání genové exprese. Například Luis Puelles a kolektiv (2000) zkoumali expresi genů *Nkx 2.1*, *Dlx-2*, *Pax-6*, *Tbr-1* a *Emx-1* během časných fází ontogeneze u kuřete a myši a jejich topologie byla v rámci koncového mozku stejná. Druhým přístupem je porovnávání podobných funkčních oblastí mezi ptáky a savci. Například expresní vzory mnoha genů v jádrech s vokalizační funkcí u ptáků a savců podporuje jejich společný původ z *pallia* (Wada a kol. 2004; Jarvis a kol. 2013; Pfenning a kol. 2014; Chakraborty a Jarvis 2015).

Naši aktuální představu o homologiích ptačího mozku ve srovnání s mozkem lidským názorně ukazuje obrázek č. 1. Možná budoucí upřesnění nastiňuje pozdější práce Jarvise a kolektivu z roku 2013.

Nevyřešenou otázkou je dnes homologie jednotlivých podoblastí *pallia*. *Pallium* lze rozdělit na dvě větší části, takzvaný Wulst a oblast označovanou jako dorsal ventricular ridge (DVR), pro kterou je někdy v českém jazyce používán termín dorzální komorový hřeben (Gaisler a Zima 2007). Možné homologie popisují dvě hlavní hypotézy, v anglické literatuře označované jako: nuclear to laminar hypothesis a claustrum/amygdala hypothesis. První z nich navrhl Karten (1969; 1973), který rozpoznal homologické vzestupné senzorycké dráhy ze sluchového a zrakového thalamického jádra do *palliálních* částí koncového mozku. Prvotní *pallium* u předka plazů, savců a ptáků bylo podle něj nukleární a u savců se vyvinulo v laminární. Zeier a Karten (1971) však navrhuje, na základě eferentních drah vedoucích do hypothalamu, možnou homologii částí *achistriata* (dle nové nomenklatury *arcopallia*) s amygdalou.

Druhá hypotéza předpokládá, že celý DVR je homologický částem savčí amygdaly a klaustru, neokortexu je tak homologická dorzomediální část, „Wulst“ (Striedter 1997). Zatímco první hypotéza je podpořena hlavně homologickými znaky (tj., znaky odvozenými z organizace nervových drah) homologiemi funkčních propojení, druhá vychází převážně z genetických dat (Butler a kol. 2011). Obě hypotézy však předpokládají, že populace buněk oddělené komorou a návaznou *lamina mesopallium intermediate* nejsou vývojově příbuzné a jejich původ musí být různý (Medina a Abellán 2009; Butler a kol. 2011). To je ovšem v rozporu se zjištěními Jarvise a kolektivu (2013). Nadnesena tak byla třetí hypotéza, která nabízí jakousi syntézu prvních dvou. Zdá se tedy, že některé části anteriorního DVR mohou být homologické jak amygdale, tak kortexu. Zdá se totiž, že klaustrum a amygdala savců mohou být homologické s šestou vrstvou kůry mozkové (Jarvis a kol. 2013). Embryonální data nejsou v tomto směru zatím příliš jasná a pro rozřešení této otázky bude třeba dalšího výzkumu.

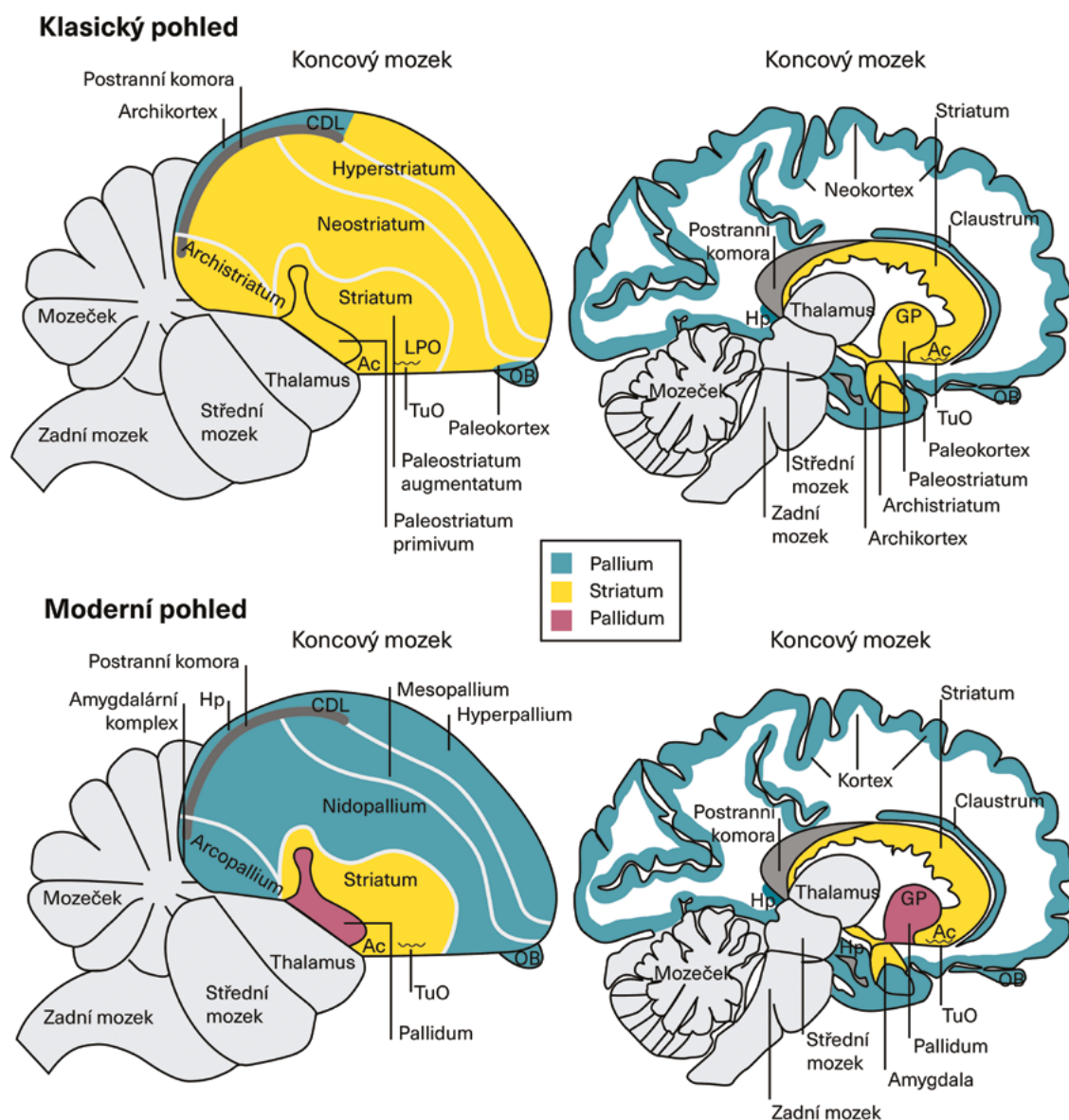
Zpochybnění původní představy o homologiích ptačího mozku vyústila v nutnost přijetí nového názvosloví, které by odráželo homologii struktur s mozky savců. Již v roce 1996 započaly první snahy o revizi. Po šesti letech příprav se v roce 2002 konalo Forum, kde byla nová nomenklatura přijata (Reiner a kol. 2004b). Došlo k zevrubným změnám na mnoha



úrovních tak, aby byla vždy reflektována homologie s oblastmi savčího mozku. Zmíním zde jen změnu u *palliálních* částí koncového mozku. Namísto tří podoblastí *hyperstriatum*, *neostriatum* a *archistriatum*, jak je definoval Ariëns Kappers (1922), je *palliální* oblast rozdělena do čtyř: *hyperpallium* a *mesopallium* označují vrchní a spodní část původního *hyperstriata*, *nidopallium* označuje původní *neostriatum* a *arcopallium* zahrnuje většinu původního *archistriata* (Jarvis a kol. 2005). Pro podrobnější nahlédnutí změn odkazují na souhrnný článek Reiner a kolektivu (2004a).

**Obrázek č. 1** Srovnání původního a nového pohledu na původ struktur koncového mozku u zebřičky pestré (*Taeniopygia guttata*) vlevo a člověka vpravo. Upraven podle **Jarvis a kol. 2005**. Avian brains and a new understanding of vertebrate brain evolution. *Nature Reviews Neuroscience*, 6(2), s. 153

Ac=nucleus accumbens; CDL= dorsolateral corticoid area; Hp=hippocampus; GP= *globus pallidus*; OB= *bulbus olfactorius*; TuO=*tuberculum olfactorium*. Bílé linie označují laminy oddělující jednotlivé podoblasti.



### 3 JAK MĚŘIT MOZEK?

Tato zdánlivě banální otázka naráží na hlubší metodické problémy. Velikost mozku je často brána jako proxy proměnná reflektující výpočetní kapacitu mozku a lze ji užít pro měření komplexity mozku a kognitivních schopností. Nicméně přímý vztah nebyl uspokojivě prokázán (Roth a Dicke 2005; Dicke a Roth 2015). Samotná velikost je tedy samozřejmě do velké míry zjednodušení, čemuž se budeme věnovat záhy. V posledních letech se ukazuje, že ne všechny způsoby porovnávání jsou si rovné a v důsledku tak mohou stejná data vykazat rozdílné výsledky.

#### 3.1 CELKOVÁ VELIKOST MOZKU

Velikost mozku může být měřena různými způsoby. Jednou z možností je samozřejmě změření velikosti mozku přímo, bezprostředně po zabití zvířete a perfuzní fixaci mozkové tkáně (Stephan a kol. 1981; Stephan a kol. 1991). Tato metoda není příliš častá a v některých případech (chráněná zvířata) je vyloučená. Mnohem častěji jsou tak analyzovány mozky již mrtvých zvířat. Buď přímo mozky rehydratované z muzejních sbírek (Corfield a kol. 2013), nebo je spočítána váha mozku z objemu mozkovny. Lebka se naplní drobným materiálem, z jehož váhy je odhadnut objem mozkovny s použitím kalibrační přímky, a z objemu mozkovny je zpětně spočtena váha mozku s využitím koeficientu hustoty mozku  $1,036 \text{ g} \cdot \text{ml}^{-1}$  (Stephan 1960; Kretschmann a Wingert 1969; Iwaniuk a Nelson 2002). Další možností je využití například rentgenu (Madden 2001), popřípadě CT (Larsson a kol. 2000). Většina dat využívaných v komparativních analýzách u ptáků je sbírána z různých zdrojů. Dataset, který shromáždili Iwaniuk a Nelson (2003) obsahující 1482 druhů bývá často doplněn o data z jiných studií. Data převzatá z dalších publikací ale mohou vnášet systematickou chybu, mohou být měřena různým způsobem, podle různých standardů. Často citované práce Mlíkovského (1989a; 1989b; 1989c; 1990; 2003) jsou neocenitelným zdrojem dat pro ptáky, bohužel i tam lze nalézt určité problémy. V některých případech se totiž jedná o měření pouze jednoho zástupce daného druhu a neznámého pohlaví (např. u krkavcovitých ptáků je tomu tak u 50 hodnot ze 71). Samotná rehydratace se může projevit na váze mozků uložených ve sbírkách. A mnoho exemplářů v muzejních sbírkách také pochází ze zoologických zahrad a je tedy možné se ptát, jestli se tato chovaná a často i trénovaná zvířata zásadně liší ve velikosti mozku od divoce žijících jedinců (viz kapitola Domestikace).

Druhou otázkou zůstává, v jaké podobě velikost mozku porovnávat napříč druhy. Je zřejmé, že absolutní velikost mozku nejspíše není přímo úměrná míře kognitivních schopností, protože v takovém případě bychom pomyslnou korunu mohli směle odevzdat vorvaňovi či kosatce s jejich téměř desetikilovými mozky (Dicke & Roth 2016). Nicméně v některých případech se zdá, že absolutní velikost mozku koreluje u primátů s kognitivními schopnostmi lépe než velikost relativní vztáhnutá k velikosti těla (Deaner a kol. 2007).

## 3.2 VELIKOST TĚLA

Velikost těla alometricky koreluje s velikostí mozku a tato korelace vysvětluje asi 90 % pozorované variability ve velikosti (Dicke & Roth 2016). Pokud vyneseme data pro hmotnost mozku a hmotnost těla do grafu, vykazují exponenciální závislost (Jerison 1973; Harvey a 1990). Obecně ji tak lze zapsat rovnicí (1):

$$M_m = a \cdot M_t^b \quad (1)$$

Protože data často mají veliký rozptyl hodnot, je praktické zobrazit si jednotlivé údaje v logaritmickém tvaru (2), kde pak vykazují lineární závislost se směrnici  $b$ :

$$\log M_m = \log a + b \cdot \log M_t \quad (2)$$

$M_m$  = hmotnost mozku;  $M_t$  = hmotnost těla;  $a$ ,  $b$  = parametry závislosti

Velikost těla jednak limitně udává, jak velký mozek se do něj vejde, jednak jejich společná evoluce může být ovlivněna působením pleiotropických genů. Alometrická závislost s exponentem  $b$  byla vysvětlována různě. Jerison (1973) pracoval s exponentem 0,67. Předpokládal, že exponent odráží vztah velikosti těla a jeho povrchu. Povrch těla obsahuje receptory a je tak funkčně propojený s mozkem. Nicméně pozdější analýzy upravily předpokládaný exponent pro savce na 0,75 (Pagel a Harvey 1989; Martin 1981), pro ptáky uvádí Portmann (1947, cit. podle Striedter 2005) exponent 0,56, který Martin (1981) dává do souvislosti s metabolismem matky a vejce při vývoji zárodku. Pokud však počneme zkoumat tuto závislost na různých taxonomických úrovních, zjistíme, že se hodnoty exponentu povážlivě liší (Kruska 2005).

Taxon-level efekt je pozorované odchýlení se od univerzálního exponentu. U savců podle Pagela a Harveyho (1989) dochází k postupnému zvyšování závislosti s vyšší taxonomickou úrovní. U ptáků Nealen a Ricklefs (2001) nacházejí nejvyšší závislost na úrovni čeledí. Proč je u ptáků největší závislost právě na úrovni čeledí nevysvětluje ani rozdílné působení selekce na velikost těla a velikost mozku během prodlouženého juvenilního období (Risk a Atchley 1985), ani ekologické přizpůsobení (Pagel a Harvey 1989). Zdá se, že pozorovaný efekt je způsoben tím, že prvotní diverzifikace ptačích řádů byla spíše spjata se změnami ve velikosti těla, zatímco pozdější diverzifikace uvnitř řádů na úrovni čeledí spíše s diverzifikací ve velikosti mozku (Nealen a Ricklefs 2001). Ukazuje se, že trvání na jednom univerzálním koeficientu je do jisté míry zavádějící a je vždy třeba pečlivě zvážit, na jaké úrovni chceme analýzy provádět.

### 3.2.1 Gigantismus a nanismus

Ne vždy musí změna relativní velikosti mozku znamenat změnu velikosti absolutní. Evoluční události jako je ostrovní gigantismus a nanismus vedou k nápadné změně velikosti těla a tedy i relativní velikosti mozku. Pro ptáky jsem nenalezla podrobnější studie, které by se více tomuto fenoménu věnovaly, nicméně v některých analýzách lze odhalit případy,

kdy by se o tuto změnu jednat mohlo. Například nelétavá alka velká (*Pinguinus impennis*), která měla podprůměrnou relativní velikost mozku (Iwaniuk, Nelson, a kol. 2004) nejspíše jako důsledek zvětšení těla a zkrácení křídel kvůli lepší termoregulaci (Livezey a Humphrey 2015).

Váha těla je však problematická proměnná, protože může být variabilní i mezi jedinci téhož druhu (obezita, březost), nebo bývá často cílem pohlavního výběru. Vzhledem k alometrické závislosti není možné použít prostý poměr velikostí těla a mozku. Ze závislosti totiž vyplývá, že přestože se absolutní velikost mozku zvětšuje spolu s velikostí těla, relativně se mozek zmenšuje. Drobní hlodavci tak vykazují tento poměr okolo 10 %, zatímco u člověka jsou to pouhá 2 % (Roth a Dicke 2005). Proto bývá častěji vypočítána předpokládaná velikost mozku z rovnice (2) pro danou velikost těla a srovnána s pozorovanou velikostí mozku.

Jednou z tradičních proměnných je **encefalizační kvocient** (EQ, Jerison 1973), který je vypočítán jako podíl pozorované a očekávané velikosti mozku. V tomto srovnání konečně hrajeme my lidé prim (pominu-li kolibříky, kteří mají EQ ještě vyšší), protože náš mozek je asi 7x větší než mozek předpokládaný pro primáta naší velikosti (Roth a Dicke 2005). EQ je postaven na myšlence, že alometrický vztah mezi velikostí těla a mozku odráží fakt, kdy jistá část mozku je zodpovědná za fungování těla a EQ je mírou toho, kolik masy mozku je „navíc“ a může tak být využito pro rozvoj kognice.

Encefalizační kvocient se však v posledních letech přestává užívat a spíše než podíl pozorované velikosti mozku daného druhu a velikosti vypočtené z regresní přímky se využívají **residuály**. Obvykle je tak jako relativní velikost mozku označován rozdíl pozorované velikosti mozku daného druhu od velikosti vypočtené z regresní přímky (Franklin a kol. 2014; Byrne 1997). Nebude-li uvedeno jinak, je velikostí mozku v předložené práci myšlena velikost relativní a konkrétní metodiku je vždy možno dohledat v odkazované studii.

### 3.3 VELIKOST JEDNOTLIVÝCH ČÁSTÍ MOZKU

Již Jerison (1973) postuloval ideu, v anglické literatuře označovanou jako „principle of proper mass“, kdy oblast zodpovídající za některou funkci má takovou velikost, jaká odpovídá objemu informací potřebných pro zpracování dané činnosti. Je však třeba si uvědomit, že jednotlivé oblasti nejsou zcela samostatné jednotky. Mozek je komplexní orgán složený z mnoha funkčních částí, které jsou navzájem propojené. Finlay a Darlington (1995) demonstrovali, že funkční propojení a vývojová omezení a výrazně ovlivňují možnost zvětšení určité části mozku nezávisle na ostatních a jednotlivé části se u savců zvětšují alometricky závisle na sobě. Nicméně jsou dokumentovány případy takzvaného mozaikového vývoje, kdy došlo ke zvětšení určité oblasti nezávisle na ostatních (Barton a Harvey 2000; Iwaniuk, Dean, a kol. 2004). Funkční a vývojová omezení tedy nejsou absolutní a umožňují jistou míru adaptivní evoluce.

Z funkčně dobře definovaných systémů byla u ptáků nejčastěji zkoumána vokalizační centra spojená se zpěvem (Devoogd a kol. 1993; Airey a DeVoogd 2000). Dále také oblast hippokampální formace, nejčastěji studovaná v kontextu skladování potravy (Healy a Krebs 1992; Krebs a kol. 1996; Garamszegi a Eens 2004) a prostorové orientace obecně (Healy a kol. 1996), popřípadě celý koncový mozek, *tectum opticum* (Garamszegi a kol. 2002) a další části (Iwaniuk a Wylie 2007). Bohužel i studium funkčně dobře definovaných center s sebou nese určité problémy, protože velikost některých z nich se může během roku měnit (Brenowitz a kol. 1991). V těchto specifických případech musí být sezónní variabilita brána v potaz v příslušných analýzách.

**Cerebrotyp** následně označuje podíly částí mozku (tradičně 12, 5 hlavních – hipokampus, septum, schizokortex, piriformní kortex, čichový bulbus a 7 podoblastí koncového mozku) vztažených k celkové velikosti mozku (Clark a kol. 2001). Někteří výzkumníci se tak snaží vyhnout problematické velikosti těla. Daný cerebrotyp je pak do velké míry druhově specifický a bývá tak v některých analýzách užíván (například Corfield a kol. 2013), protože může být považován za komplexnější proměnnou lépe odrážející možná přizpůsobení (Iwaniuk & Hurd 2005).

V posledních letech se však ukazuje, že pokud chceme porozumět tomu, jak souvisí velikost mozku a kognitivní schopnosti, je třeba se ponořit hlouběji. Do nedávné doby převažovala představa, že větší mozek zákonitě obsahuje i více neuronů na základě prosté úměry. Práce Herculano-Houzel a kolegů (shrnuto v Herculano-Houzel 2014) však tuto představu přesvědčivě vyvrací. Ukazuje se tak, že se jednotlivé taxony výrazně liší vztahem mezi velikostí mozku a počtem neuronů. Hustota neuronů a jejich spojů se mezi skupinami savců prokazatelně mění (Dicke a Roth 2015), velikost mozku tak nemůže být odpovídající proxy proměnnou při porovnávání vzdálenějších skupin.

## 4 METABOLISMUS A ENERGETICKÉ ASPEKTY VELIKOSTI MOZKU

Energetická náročnost mozku (Mink a kol. 1981) je jedním ze základních limitujících faktorů jeho vývoje. Organismus disponuje určitým objemem energie, který samozřejmě není nekonečný. Zároveň mozek nedovoluje částečné snížení energetické náročnosti v určitém období redukcí svého objemu, jako se to děje například u jater a svalů migrujících ptáků (Battley a kol. 2000).

Vyrovnat se s energetickými nároky mozku lze různě. Možným řešením může být přímé navýšení celkového energetického obrátu, tedy navýšení objemu dostupné energie. Nebo může živoch zmenšit energetický výdej omezením jiného procesu. Může se jednat jak o zmenšení dalšího metabolicky náročného orgánu, či v rozšířeném pojetí i zmenšení investice do některého ze znaků životní strategie, jako je rozmnožování, lokomoce či trávení (Isler a van Schaik 2009a).

Jako proxy proměnná se pro celkový energetický obrat využívá basální metabolismus (BMR z ang. basal metabolic rate). Ten je často měřen nepřímo jako spotřeba kyslíku v klidovém stavu v teplotně neutrálních podmínkách a je definován jako minimální energetický obrat, který musí probíhat v těle živočicha pro udržení základních fyziologických funkcí (McNab 1997).

## **4.1 ZVÝŠENÍ ÚROVNĚ BAZÁLNÍHO METABOLISMU**

Je obecně přijímaným faktem, že velikost mozku a hodnota BMR vykazují obdobnou alometrickou závislost na velikosti těla s exponentem přibližně 0,75 (Martin 1981). Na základě této podobnosti Armstrong (1983) navrhl existenci přímé závislosti velikosti mozku a BMR. V analýze 347 savčích druhů Isler a van Shaik (2006b) našli korelaci mezi BMR a velikostí mozku, nicméně napříč savci vysvětlovala jen 2,6 % pozorované variability, mezi prekociálními druhy je, zdá se, vazba mezi BMR a velikostí mozku trochu užší a BMR vysvětluje 13,3 % variability.

Přestože je hodnota BMR u ptáků vyšší než u savců (McNab 2009), Isler a van Schaik ve své analýze zaměřené na ptačí druhy nenalezli korelaci BMR a velikosti mozku (Isler a van Schaik 2006a). Vysoký BMR u ptáků tak bývá spojován spíše se schopností letu. Tomu nasvědčuje i analýza mezi nelétavými ptáky, kteří měli BMR nižší než příbuzné taxony se schopností letu (McNab 2009). Slabá závislost BMR a velikosti mozku u dospělých jedinců může být vysvětlena specifickými vývojovými aspekty jednotlivých životních strategií. Vývoj mozku, s určitými rozdíly mezi vývojem u altriciálních a prekociálních druhů, probíhá během prenatalního období a pak, pokud je to možné, také po určitou dobu po vylíhnutí (Charvet a Striedter 2011). Martin (1981; 1996) tak předpokládal, že vývoj mozku jedince do velké míry závisí na objemu energie, která je, nejčastěji skrze mateřskou investici, dostupná v tomto období. Možnými dalšími proměnnými, kromě samotného BMR matky, jsou délka březosti/inkubace (Hofman 1983; Pagel a Harvey 1988), doba laktace nebo rodičovské péče (krmivá/nekrmivá mláďata), či možné rozložení energetických výdajů mezi oba rodiče či takzvané helpery (Isler a van Schaik 2009b).

## **4.2 TEPLOTA**

Hodnota basálního metabolismu je ovlivněna dvěma faktory, jednak velikostí těla a jednak tělesnou teplotou (Robinson a kol. 1983). Endotermie přináší určité výhody, ale je také velmi nákladná, přesto či právě proto se v endotermních liniích (savci a ptáci) vyvinuly relativně velké mozky. Vyšší tělesná teplota umožňuje zefektivnění aerobního metabolismu (Bennett a Ruben 1979) a přináší i další ekologické výhody spojené s větší nezávislostí na sluneční aktivitě. Vzhledem k energetickým nákladům mozku a vazbě teploty těla k metabolismu lze předpokládat, že i teplota těla bude korelovat s velikostí mozku. Gillooly a McCoy (2014) tak analyzovali tuto možnou korelaci napříč obratlovci. Velikost těla a teplota

v jejich analýze vysvětluje 75,5 % variability ve velikosti mozku. Jejich výsledky naznačují, že mezi teplotou 0° a 40°C dochází k osminásobnému zvětšení mozku, po zohlednění efektu velikost těla.

Teplota na Zemi se mění jednak v latitudiálním, jednak altitudiálním směru. Altitudální vliv poklesu teploty a zvýšení energetických nároků byl prokázán i u endotermních živočichů (Hammond a kol. 2001), vliv na velikost těla a mozku byl však zkoumán spíše ve vztahu s limitací dostupného kyslíku a převážně u primátů a lidí (Hochachka a kol. 1994). Nenalezla jsem studii zabývající se specificky vlivem altitudiálních ani latitudiálních efektů na velikost mozku u ptáků. V mnohých studiích je však zeměpisná šířka brána v potaz jako možná doplňující proměnná – například u analýzy zbarvení (Galván a Møller 2011), či u analýzy vlivu glukokortikoidů (Lendvai a kol. 2013).

### 4.3 HYPOTÉZA NÁKLADNÉ TKÁNĚ

Hypotéza nákladné tkáně (Aiello a Wheeler 1995) navrhuje, že energetická zátěž spojená s velkým mozkem může být vykompenzována redukcí jiného, energeticky náročného, orgánu, aniž by muselo dojít ke zvýšení BMR. Aiello a Wheeler porovnávali velikost lidských orgánů s velikostí předpokládanou pro primáta naší váhy. V rámci jejich analýzy se ukázalo, že v linii primátů docházelo ke koevoluci délky střeva a velikosti mozku, přesněji řečeno, že délka střeva je nepřímo úměrná velikosti mozku (Aiello a Wheeler 1995). Střevo a přídatné orgány trávicí soustavy patří k nejnákladnějším orgánům těla a společně s mozkem spotřebují 60 až 70 % z BMR, přestože společně tvoří jen asi 7 % jeho objemu (Aiello a Wheeler 1995). Nicméně s délkou střeva je negativně korelována kvalita potravy (Degolier a kol. 1999) a kvalita potravy určuje množství dostupné energie. Zároveň může omezená dostupnost potravy (sezonalita prostředí) podporovat rozvoj kognitivních schopností (van Woerden a kol. 2011), tudíž by pro postihnutí kauzálních vztahů bylo třeba detailnější analýzy, ideálně model, který by zobrazoval nejpravděpodobnější průběh evoluce pro všechny výše zmíněné znaky.

Hypotéza nákladné tkáně sice poskytuje elegantní řešení energetických nároků, je však v posledních letech testována, včetně reanalýz původních dat, a o její širší platnosti (alespoň u savců) lze s úspěchem pochybovat (Navarrete a kol. 2011). Poté, co byly v analýze Any Navarrete a kolektivu využity hodnoty velikosti těla bez tukové tkáně (pro získání relativní velikosti mozku), nepotvrdila se negativní korelace mezi velikostí mozku a trávicím traktem. Autoři však našli zajímavou negativní korelaci mezi objemem tukové tkáně a velikostí mozku. Navrhují tak, že rozvoj mozku (proxy flexibilního chování) a tvorba tukových zásob mohou představovat alternativní strategie jak překonat období nedostatku potravy (viz též Sol 2009).

U ptáků zkoumali Isler a van Schaik (2006a) jak tradiční pojetí, možnou korelaci délky střev a velikosti jiných vnitřních orgánů a velikosti mozku, tak i v širším pojetí možné „vykoupení“ velkého mozku zmenšenou investicí do reprodukce či lokomoce. U analýzy

délky střev a velikosti mozku zjistili slabou negativní závislost, při větším souboru dat však pozorovali mírnou kladnou závislost, která ovšem zmizela po vyloučení odlehlých hodnot. Na rozdíl od primátů se tak nepotvrdila možná kompenzace energetické náročnosti mozku na úkor trávicí soustavy. V druhé analýze využili výše zmíněné negativní korelace mezi kvalitou potravy a délkou střev. Kvalita potravy je často využívána jako proxy proměnná, protože se jedná o lépe dostupná data, než je délka střev. Jejich data ukázala, že velikost mozku kladně koreluje s obsahem energie v potravě a negativně s obsahem vlákniny, jako energeticky chudé složky potravy. Tato analýza dovolila i srovnání uvnitř řádů. Například potrava chudá na vlákninu, s vyšším obsahem energie koreluje s poměrně velkými mozky u čeledi datlovitých (Picidae). Obdobná situace je u sov (Strigidae), jejichž potrava je bohatá na energii. Na druhou stranu při analýze potravních specializací u vrubozobých (Anseriformes) nebyla korelace mezi typem potravy a velikostí mozku nalezena (Iwaniuk a Nelson 2001). Navíc, jednotlivé potravní specializace mohou klást rozdílné nároky na kognitivní schopnosti živočichů (Garamszegi a Eens 2004), či vést k vývoji složitějšího sociálního uspořádání (Dunbar 1998) a velikost mozku tak může být hypoteticky ovlivněna spíše těmito aspekty, které budou diskutovány dále.

#### 4.3.1 Svaly a let

Svaly spojené s létáním jsou jedním z nejnáročnějších orgánů ptačího těla. Zabírají asi 18 % objemu těla, a přestože nejsou na jednotku hmotnosti tolik nákladné na energii (Aiello a Wheeler 1995), jsou v součtu velmi drahým orgánem. Proto svaly mohou být jedním z orgánů, jejichž zmenšení může „vykoupit“ drahý velký mozek. Isler a van Schaik zkoumali možnou korelaci objemu svalů jako proxy proměnou pro závislost lokomoce a velikosti mozku a našli silnou negativní závislost (Isler a van Schaik 2006a). Zdá se tedy, že přítomnost velkého mozku vylučuje přítomnost dobře vyvinutých pektorálních svalů, což má jistě následky pro letové schopnosti. Celkový objem prsních svalů sice nesouvisí přímo se stylem letu (Viscor a Fuster 1987), ale vykazuje podle Mardena (1990) isometrickou korelaci s maximální silou při zdvihu, jež je pták schopen vykonat. Objem svalů je tak, poměrově k rozpětí, větší u druhů, jež létají energeticky náročným stylem a let by tudíž mohl být hlavním limitujícím faktorem, proč tyto druhy nemohly vyvinout větší mozky. Jedním příkladem za všechny mohou být migrující ptáci, kteří čelí vysokým energetickým výdajům během dlouhých letů, jak bude diskutováno dále.

Jerison (1973) předpokládal naopak, že adaptace vedoucí k vývoji letu byly stěžejní pro rozvoj ptačího mozku. Schopnost letu podle něj vyžadovala rozvoj motorické oblasti mozku a ovládnutí nové niky zároveň podporovalo rozvoj kognitivních schopností. Nicméně nezaznamenaná korelace s velikostí mozku při analýze nelétavých a létajících druhů tento předpoklad vyvrací (Iwaniuk, Nelson, a kol. 2004). Ani u savců, kde se nezávisle vyvinula schopnost letu například u netopýrů, nevidíme relativní zvětšení mozku, spíše



naopak (Safi a kol. 2005). Na druhou stranu, mohou se objevit specifická přizpůsobení, jako hypertrofie *nucleus lentiformis mesencephali* u kolibříků (Trochiliformes), kterou lze s velkou pravděpodobností přisoudit jejich specifickému letu (Iwaniuk a Wylie 2007).

Objem svalů z celkové analýzy, kterou provedli Isler a van Schaik (2006a), vyšel jako jediný faktor, který vykazuje negativní korelaci s velikostí mozku a podporuje hypotézu nákladné tkáně u ptáků.

### 4.3.2 Migrace

Migrace je energeticky velmi náročný proces vyžadující nejen energii, ale i čas (Wikelski a kol. 2003). Vzhledem k výše zmíněné negativní korelaci mezi velikostí mozku a velikostí pectorálních svalů je nasnadě předpokládat, že celková zátěž, kterou přináší migrace, se projeví na velikosti mozku. Druhy migrující mají opravdu relativně menší mozky než druhy stálé (Sol a kol. 2005; Pravosudov a kol. 2007). Winkler a kolektiv (2004) jako proměnou pro odhadnutí velikosti mozku zkoumali také korelaci s výškou lebky, která by podle autorů mohla být lepší referenční proměnnou, než je velikost těla. V jejich analýze byla korelace signifikantní u druhů migrujících na delší vzdálenosti. Sol a kolektiv (2005a) dávali tuto korelaci do souvislosti s omezenými kognitivními schopnostmi ptáků s malými mozky, kteří si tak v zimním období nejsou schopni sehnat dostatek potravy a jsou nuceni migrovat. Pomineme-li to, že kognitivní schopnosti korelují spíše s absolutní než relativní velikostí mozku, nabízí se i opačný přístup, který předpokládá, že migrace by nebyla možná s velkým, energeticky náročným mozkem, a tudíž došlo druhotně k redukci u migrujících druhů (Isler a van Schaik 2006a). Ve své pozdější práci se tak Sol a jeho spolupracovníci pokusili odvodit nejpravděpodobnější průběh evoluce pro velikost mozku a migračního chování a jejich model ukázal, že pravděpodobně byl veliký mozek původním znakem a migrační chování pak vedlo k jeho redukci a ne naopak (Sol a kol. 2010). Migrační chování nicméně ovlivňuje další životní znaky, jako je délka hnízdní sezóny či rodičovská péče (García-Peña a kol. 2009). Působení migrace na velikost mozku tak může být i nepřímé.

## 5 ŽIVOTNÍ STRATEGIE

Různé životní strategie jsou charakterizovány různou skladbou investic. Jedním z hlavních trade-off, je „rozhodnutí“ zda investovat do rozmnožování, či spíše do svého vlastního přežití. Kromě energetických nároků je vývin velkého mozku spojen s delším časovým obdobím, tedy časovou investicí, která přináší dodatečné náklady.

## 5.1 ONTOGENETICKÝ VÝVOJ

Rozdílný průběh a načasování vývoje u ptáků se ukazuje jako zásadní korelát velikosti mozku. Průběh neurogeneze je rozdílný u altriciálních a prekociálních ptáků (Charvet a Striedter 2011). Prodloužení doby vývoje u altriciálních druhů poskytuje dostatek času pro vývin velkého mozku; provedené analýzy vskutku potvrdily, že altriciální ptáci mají větší mozky než ptáci prekociální (Bennett a Harvey 1985; Ricklefs a Starck 1998). Tyto analýzy se nicméně zaměřovaly pouze na dichotomii altriciální/prekociální mláďata. V přírodě však pozorujeme spíše spektrum různých vývojových strategií, novější studie se tedy pokusily odlišit více kategorií postihujících rozdílný stav vývoje po vylihnutí – superprekociální, prekociální, semiprekociální, semialtriciální, altriciální (Iwaniuk a Nelson 2003). Charakterizovat lze dva extrémy z obou pólů spektra, altriciální mláďata se rodí slepá, závislá na další péči rodičů, prekociální obvykle opouštějí hnízdo po vyklubání a jsou schopna se sama krmit (Bennett a Harvey 1985), jednotlivé kategorie se poté liší mírou, v jaké vykazují výše zmíněné charakteristiky.

V původních studiích se ukázalo, že zatímco se prekociální mláďata rodí s poměrově větším mozkem, v dospělosti vykazují menší mozek než dospělci s altriciálním vývojem (Portmann 1946 cit. podle Iwaniuk a Nelson 2003; Bennett a Harvey 1985). Je však namístě zmínit i překvapivě velký koncový mozek u vrubozobých (Anseriformes) (Iwaniuk a Hurd 2005), ptáků s typicky prekociálním typem vývoje (Ricklefs a Starck 1998). Zdá se tedy, že pro expanzi koncového mozku existují minimálně dva nezávisle vyvinuté mechanismy, využívající rozdílného načasování neurogeneze (Charvet a Striedter 2011). Detaily jsou však stále ještě nejasné a bude zapotřebí dalšího výzkumu v této oblasti.

Iwaniuk a Nelson (2003) se ve své práci zaměřili na znaky, které do velké míry charakterizují rozdíly mezi jednotlivými vývojovými módy, tedy na rodičovskou péči, dobu inkubace, dobu, kterou mláďata tráví v hnízdě po vylihnutí, a věk při prvním letu. Doba, kterou mláďata stráví na hnízdě, může mít zásadní vliv na rozvoj mozku mláďate nejen skrze vývojová omezení, ale i díky kontaktu a učení specifických dovedností od rodičů (Wyles a kol. 1983; Ricklefs 2004). Jednotlivé znaky porovnávali jednak mezi všemi řády a vývojovými módy, jednak se pokusili zkoumat i potenciální korelaci uvnitř vývojových módů a řádů.

Prodloužená doba inkubace bývá tradičně brána jako základní korelát relativní velikosti mozku. Ricklefs (2004) nachází relativně velké mozky u tří čeledí – papouškovití (Psittacidae), puštíkovití (Strigidae) a zoborožcovití (Bucerotidae), které mají zároveň dlouhou dobu inkubace. V analýze Iwaniuka a Nelsona (2003) byla doba inkubace signifikantní při srovnání mezi všemi druhy a zároveň korelovala s velikostí mozku v rámci jednotlivých vývojových módů u altriciálních, semialtriciálních, semiprekociálních a prekociálních druhů. Pokud však byla zohledněna fylogenetická závislost, prokazatelná korelace při měření mezi jednotlivými typy vývoje byla pouze u altriciálních druhů,

při srovnávání jednotlivých řádů se korelace projevila u vrubozobých (Anseriformes), měkkozobých (Columbiformes), pěvců (Passeriformes), trubkonosých (Procellariiformes), papoušků (Psittaciformes) a sov (Strigiformes).

Doba, kterou ptáčata stráví na hnízdě než doroste obrysové peří a ptáčata jsou schopná její opustit, korelovala s velikostí mozku u všech druhů poté, co byly z analýzy vyřazeny druhy, které opouštějí hnízdo těsně po vylíhnutí (většina z řádů hrabaví Galliformes a potápky Podicipediformes) (Iwaniuk a Nelson 2003). Po zohlednění fylogenetické závislosti se korelace prokázala mezi altriciálními druhy. Mezi řády se pak ukázala závislost jen u svišťounů (Apodiformes), dlouhokřídlých (Charadriiformes) a papoušků (Psittaciformes). Věk, při kterém mláďata poprvé vzlétnou se zdá být závislý hlavně na velikosti těla a při analýze vztahu velikosti mozku u vývojových módů vykazoval neprůkazné výsledky, na úrovni řádů po zohlednění fylogeneze pak pozitivně koreloval s velikostí mozku jen u řádu krátkokřídlí (Gruiformes).

Rodičovská péče, která trvá i poté, co mláďe opustí hnízdo, vykazovala pozitivní závislost na velikosti mozku napříč všemi druhy (Iwaniuk a Nelson 2003). Ke zvětšování relativní velikosti mozku při delším trvání rodičovské péče i po opuštění hnízda dochází mezi altriciálními, semialtriciálními a semiprekociálními druhy a v rámci řádů pěvci a sovy. Délka trvání rodičovské péče v součtu pak prokazatelně kladně koreluje s velikostí mozku. Potvrdil se tedy základní předpoklad, že ptáci s delším celkovým obdobím vývoje včetně delšího trvání rodičovské péče mají větší mozky. Nicméně při porovnání mezi vývojovými kategoriemi se ukázala širší souvislost jen u altriciálních, semialtriciálních a semiprekociálních druhů a ve srovnání u jednotlivých řádů se projevila závislost u pěvců. Přestože vývojový mód prokazatelně koreluje s velikostí mozku, charakteristiky, ve kterých jednotlivé módy liší, nevykazovaly příliš přesvědčivou korelaci. Autoři tedy navrhuji, že rozdílné doprovodné znaky se vyvinuly nezávisle na evoluci mozku, například pod tlakem prostředí.

Prodloužená doba vývoje však generuje přidané náklady, proto byla v rámci testování hypotézy nákladné tkáně zohledněna i možnost, že je energie potřebná k „vydržování“ velkého mozku získávána na úkor investice do rozmnožování (Isler a van Schaik 2006a). U ptáků se však ukazuje, že někteří ptáci s velkými mozky jsou schopni alokovat více energie do procesu rozmnožování a jsou i úspěšnější při hnízdění (Jaatinen a Öst 2016). To podporuje i analýza, kterou provedli García-Peña a kolektiv (2013). Ti testovali mimo jiné i velikost varlat proti velikosti mozku a nenašli spolehlivou korelaci, která by naznačovala nutnost trade-off mezi investicí do rozmnožování a investicí do velkého mozku. Na druhou stranu, obecně jsou druhy s velkými mozky spíše K-stratégové (Sol a kol. 2007), jak bude diskutováno dále v kapitole Senescence.

## 5.2 MATEŘSKÁ INVESTICE

Ptáci vykazují jeden zásadní rozdíl oproti placentálním savcům. Nedochází u nich k přímému kontinuálnímu kontaktu matky a mláďete, při kterém by byla možná výměna živin a metabolitů. Matčina prvotní investice má podobu jednorázové investice do žloutku, vaječných obalů a aktivních látek, jako jsou hormony, vitaminy, či antioxidanty (Navara a kol. 2005; Garamszegi a kol. 2007). Tato skutečnost je zásadní hlavně u prekociálních druhů, kde nedochází k prodloužené fázi vývoje po vylíhnutí a mláďata jsou tak odkázána na pouze na zdroje alokované do vejce. Látky jako antioxidanty umožňují vyrovnávat se s oxidativním stresem, který doprovází vývoj velkého mozku (Galván a Møller 2011), androgeny jsou brány jako signální molekuly ovlivňující alokaci zdrojů v průběhu vývoje (Navara a kol. 2005) a jsou například spojovány i s intenzitou žadonění ptáčat o potravu (Smiseth a kol. 2011). Garamszegi a kolektiv (2007) našli nelineární vazby mezi úrovní testosteronu ve vejci a velikostí mozku. Při pohledu na data vynesena v grafu se zdá, že vyšší hladina testosteronu působí spíše jako supresor a kladnou lineární korelaci mají velikost mozku a hladina testosteronu jen ve středních hodnotách. Mezi antioxidanty vykazoval korelaci vitamin E, jeho působení však může být sporné, protože není nezávislé na způsobu vývoje (altriciální až prekociální spektrum). Myslím si, že by v této oblasti mohlo být zajímavé soustředit se na prekociální druhy, které, jak vyplývá z výše zmíněných analýz, jsou více závislé na BMR matky a zdrojích, které matka alokuje do vejce.

Galván a Møller (2011) dále zkoumali souvislost metabolismu antioxidantů a velikosti mozku. Zaměřili se na barvivo melanin a s ním související zbarvení ptačího těla. Melanin je produkován ve dvou typech eumelanin a feomelanin. Produkce feomelaninu je energeticky náročná a závislá na molekulárním mechanismu, který vyžaduje vysokou hladinu glutathionu, významného antioxidantu. Glutathion spotřebovaný při tvorbě feomelaninu tak nemůže fungovat jako antioxidant při vývoji mozku, který je spojen s vysokou metabolickou aktivitou generující oxidativní stres. Produkce feomelaninu a vývoj mozku tak spolu mohou kompetovat o glutathion.

Navzorku 323 ptáků Galván a Møller (2011) prokázali negativní korelaci mezi feomelanickým zbarvením a velikostí mozku. Ve své analýze zohlednili zeměpisnou šířku, která by případně mohla zneprůkaznit jejich závěry, nicméně její vliv se neprojevil. Závislost mezi zbarvením a velikostí mozku vysvětlují energetickou náročností obou procesů, jak vývinu mozku, tak feomelanického zbarvení. Zbarvení tak v rámci Zahaviho teorie handicapu (Zahavi 1975) může, posle autorů, sloužit jako signál kvality pro potenciální partnery. Pigment je zároveň přítomen nejen v ptačím peří, ale i v mozkových strukturách jako je *substantia nigra pars compacta* a *area ventralis tegmenti*. Galván a Møller (2011) tak navrhuje, že by feomelanin mohl fungovat jako ochranná složka pro neurony, podobně jako v mozku savců. Metabolismus a funkce neuromelaninu však nejsou dostatečně objasněny a proto je třeba brát tyto spekulativní interpretace s rezervou.

## 5.3 SENESCENCE

Pomalejší životní strategie, kterou charakterizuje například delší generační doba a menší počet mláďat, je spojována s prodlouženou dobou života, která by měla kompenzovat nižší jednorázovou investici (Jones a kol. 2008). Zdá se však, že kompenzace není úplná a velikost mozku tak limituje maximální rychlost růstu populace (Isler a van Schaik 2009b). U ptáků našli Isler a van Schaik negativní korelaci mezi velikostí mozku a maximálním přírůstkem populace u prekociálních a semiprekociálních druhů.

Sacher (1979) zkoumal možný vztah míry stárnutí, metabolismu a velikosti mozku a našel pozitivní korelaci mezi délkou života a velikostí mozku. Promislow (1990) u savců s většími mozky nalézá pomalejší senescenci, nicméně pozdější reanalýza jeho dat tento vztah nepotvrdila (Gaillard a kol. 1994). Za rozpor v analýzách nejspíše může jiná metodika a faktické chyby v původním datasetu, jak uvádí Gaillard. Většina ptáků, až na několik výjimek, se dožívá až trojnásobku věku, kterého se v průměru dožije stejně vážící savec (Holmes a Austad 1995). Přestože je dlouhověkost ptáků cílem mnoha zkoumání, zaměřuje se zejména na dynamiku populací a vztah k plodnosti a mortalitě mláďat (Ricklefs a kol. 2003; Isler a van Schaik 2016). Se stárnutím je spojeno množství dalších vlivů, jako je vyrovnávání se s oxidativním stresem (Ku a Sohal 1993; Barja a kol. 1994) či aktivita telomerázy (Heidinger a kol. 2012). Vzhledem k úzké vazbě vývojové strategie jak k velikosti mozku, tak k procesu stárnutí, je pravděpodobné, že spolu stárnutí a velikost mozku souvisí nepřímo.

Mortalita samotná je však nejspíše skutečně snížena u druhů s velkými mozky. Sol a kolektiv (2007) pozorovali sníženou roční mortalitu dospělců u druhů s většími mozky oproti druhům s mozky menšími. Navržena byla tzv. „cognitive buffer“ hypotéza (Sol 2009), která postuluje, že schopnost inovativního chování a behaviorální flexibility umožňuje druhům lépe se vyrovnávat s proměnlivým prostředím; tato hypotéza bude detailněji diskutována níže.

Někteří autoři také dávají velikost mozku do souvislosti s rozvojem imunitního systému. Møller a kolektiv (2005) našli pozitivní korelaci mezi velikostí mozku a velikostí orgánů imunitního systému (Fabriciova burza, slezina). Nicméně mechanismus, který je zodpovědný za případný kauzální vztah mezi rozvojem nervového a imunitního systému, zůstává neobjasněn.

## 6 BEHAVIORÁLNÍ ZNAKY

Přestože se u mnoha fyziologických a life-history znaků podařilo nalézt jejich vztah k velikosti mozku, nejedná se o jediné možné faktory. Mozek vzhledem ke své jedinečnosti umožňuje interagovat a vyrovnávat se s prostředím díky přizpůsobení chování, učení a rozvoji inteligence. Organismy často v přírodě čelí novým situacím, se kterými se musejí vyrovnávat, a schopnost změny chování a inovativního přístupu může mít pozitivní

vliv na jejich fitness. Wyles a kolektiv (1983) propojili inovativní chování u obratlovců se zrychlenou anatomickou evolucí obecně. Inovativní chování je často definováno různě, buď jako nové, dříve nepozorované, oportunistické či neobvyklé (Lefebvre a kol. 1997). Umožňuje střetávání se s novými potenciálními selekčními tlaky a žene tak evoluci kupředu. Na podporu toho je možné poukázat na vysokou morfologickou variabilitu mezi ptáky a savci, oproti plazům a obojživelníkům. Mozek tak byl jedním z mnoha znaků, které se díky inovativnímu chování mohly rozvíjet. Někteří autoři proto začali používat inovativní chování jako proměnnou reflektující inteligenci a behaviorální komplexitu (Lefebvre a kol. 1997). Lefebvre a kolektiv srovnávali frekvenci inovativních přístupů ke shánění potravy u ptačích druhů ze dvou oblastí, jednak z Britských ostrovů a jednak ze Severní Ameriky. Informace o inovativním chování byly sesbírány z literatury, což může do dat vnášet určitý nesoulad. Nicméně našli signifikantní rozdíl mezi frekvencí inovací mezi jednotlivými řády a signifikantní korelaci s velikostí mozku. Díky výhodám, které přináší velký mozek, může být velikost mozku cílem selekce.

Podle autorů mohou být inovace lepším prediktorem kognitivních schopností než výsledky laboratorních testů. Zejména protože laboratorní testy jsou často antropocentrické a nezohledňují rozdíly ve způsobu, jakým se u různých druhů může projevovat inteligence. S jistou nadsázkou lze tento přístup přirovnat ke snaze měřit IQ přistěhovalců do Ameriky po první světové válce, kdy byly použity testy v angličtině, kterou většina z nich neovládala. Jistě by se nám nechtělo dát za pravdu americkým výzkumníkům, že většina obyvatel Evropy balancovala v té době na hranici demence (Gould 1998).

Inovativní chování může přinášet evoluční výhodu pro druhy s velkými mozky, které jsou schopny lépe odolávat změnám prostředí (Sol a kol. 2007), jakož i efektivněji pronikat do prostředí nových (Sol a kol. 2005b), včetně městských oblastí (Maklakov a kol 2011; reanalýza Maklakov a kol 2013). Habitat se také může lišit svou komplexností, která může klást rozdílné nároky na kognitivní schopnosti. U ptáků zkoumali Bennett a Harvey (1985) korelaci mezi velikostí mozečku a prostředím, které ptáci obývají. Lesní a vodní ptáci měli relativně větší mozečky než ptáci obývající pozemní habitaty. Nicméně, většina lesních ptáků, zahrnutých v jejich analýze, jak autoři sami poznamenávají, jsou ptáci s altriciálním typem vývoje a vztah tak může být zkreslen touto proměnnou.

Behaviorální výzkumy obecně mají však několik nevýhod. Jednak musí často pracovat s poněkud vágní terminologií, jednak se v některých oblastech musí spoléhat na ojedinělá pozorování a data tak neodrážejí skutečnou variabilitu. Výzkumné úsilí je nerovnoměrně rozloženo mezi kontinenty, což je dáno hlavně historickým vývojem výzkumu. Kognitivní schopnosti některých, intenzivně studovaných druhů může být odhadnuta mnohem spolehlivěji než u druhů ze špatně dostupných oblastí.

## 6.1 SOCIÁLNÍ HYPOTÉZA

Přes svou popularitu není sociální hypotéza jednotným pojmem a zastřešuje tak několik různých konceptů a hypotéz týkajících se vztahu velikosti mozku a sociální complexity společenství. Sociální hypotéza by měla vysvětlit zdánlivě nadbytečnou investici primátů a některých ptáků do rozvoje mozku (Humphrey 1976). Vzhledem k tomu, že často vzdorují stejným ekologickým tlakům jako druhy s ne tak vyvinutými mozky, byl hledán další vysvětlující faktor této variability. Humphrey tak předpokládal, že život ve společenství vyžaduje dobrou paměť pro udržování vztahů s jedinci v rámci skupiny a tím vede i ke zlepšení kognitivních schopností. Zároveň může život ve společenství umožnit kolektivní učení, které by mohlo také podporovat rozvoj mozku u skupinově žijících jedinců (Reader a Lefebvre 2001).

Jak již bylo zmíněno výše, ptáci byli dlouhou dobu bráni jako model pro primitivní chování a některé aspekty jejich života tak byly přehlíženy. Naštěstí změna pohledu umožnila rozpoznání překvapivé inteligence (Seed a kol. 2009) a dalších odvozených znaků. Mezi ptáky s velkými mozky patří některé skupiny, které tradičně vykazují vyšší míru sociality, například krkavcovití (Corvidae) či papouškové (Psittaciinae), proto je nasnadě testovat sociální hypotézu i u ptáků. Na druhou stranu, některé ze skupin s relativně většími mozky jsou silně teritoriální a samotářské, například sovy (Strigidae) a datlové (Picidae) (Emery 2006).

Sociální hypotéza pracuje často s problematickými, špatně definovatelnými pojmy, jako je sociální komplexita. Ta je většinou postihnuta jako velikost skupiny (Dunbar 1992), popřípadě skrze kooperativní hnízdění u ptáků (Iwaniuk a Arnold 2004), nebo je zkoumána nepřímou přes pářicí systémy (Emery a kol. 2007) a v některých případech na základě přítomnosti jiných, často jednorázově zaznamenaných, interakcí mezi jedinci (Burish a kol. 2004). Mnoho z těchto proměnných není snadné měřit. Velikost skupiny není u všech živočichů v průběhu roku stabilní a u ptáků často kolísá například při migraci či během hnízdní sezóny (Beauchamp a Fernández-Juricic 2004). Zároveň je možné, že se liší u jednoho druhu populace od populace (Baglione a kol. 2002).

### 6.1.1 Velikost skupiny

U primátů je velikost sociální skupiny korelována s velikostí mozku (Dunbar 1998), výzkumy u ptáků však tak přesvědčivé výsledky nevykazují. Beauchamp a Fernández-Juricic (2004) zkoumali průměrnou a maximální velikost hejna a jejich vliv na velikost mozku. U tří různých datasetů nenalezli výše zmínění autoři korelaci velikosti koncového mozku a velikosti skupiny. Oproti tomu Burish a jeho spolupracovníci (2004) zkoumali sociální komplexitu jednak na základě velikosti sociální skupiny (solitérní, v hejnu a koloniální), a jednak podle přítomnosti mnohých dalších interakcí, jako je ceremoniální tanec, společná setkávání, sdílení potravy, hra a podobně. Ptáky tak na základě zaznamenání některých z těchto chování rozdělili do dvou kategorií. Ptáci, u kterých byly zaznamenány

některé z výše zmíněných interakcí, byli označeni jako „transactional“, ostatní druhy byly označeny jako „nontransactinal“. Velikost koncového mozku k velikosti celého mozku pak vykazovala pozitivní korelaci s velikostí hejna, zejména mezi „transactional ptáky“. Beauchamp a Fernández-Juricic, ale namítají, že kategorie transactional použitá u Burishe je špatně definovatelný pojem spojující různé typy chování, které nemusejí přímo souviset se sociální komplexitou. Tento přístup může být také do velké míry zavádějící, protože i když u některého druhu nebyl určitý typ chování pozorován, nemusí to nutně znamenat, že takový typ chování není v jeho repertoáru.

Emery (2007) mezi 7 různými kategoriemi velikosti sociální skupiny našel korelaci mezi velikostí skupiny a mozku jen u malých skupin (5 až 30 jedinců), které vykazovaly relativně větší mozky než ostatní kategorie. Určité vysvětlení se nabízí při zohlednění možnosti udržovat sociální interakce mezi všemi jedinci. Tato možnost klesá se zvětšující se velikostí společenství, a tak jsou možná nejkomplexnější právě menší hejna, kde je ještě možné znát všechny členy (Dunbar 1998).

Přestože tak některé studie naznačují, že by socialita mohla mít vliv na neuronální vývoj (například Adar a kol. 2008) a podporovat rozvoj inteligence, testované v kognitivních experimentech (například Mirville a kol. 2016), komparativní studie příliš nepodporují hypotézu, že by velikost skupiny byla u ptáků přímo svázána s rozvojem velkého mozku. Mnoho ptáků vytváří během hnízdní sezóny pevné svazky a mimo ni se pak sdružuje do hejn, a tak velikost skupiny není příliš stabilní znak (Emery a kol. 2007). Velikost hejn mimo hnízdní sezónu je spíše závislá na dostupnosti potravy, a tak nereflektuje sociální komplexitu (Emery 2004). Jednolivé druhy mohou vykazovat lokální odlišnosti uspořádání na základě ekologických podmínek prostředí (Baglione a kol. 2002). Ptačí hejna proto vykazují příliš velkou časovou a prostorovou flexibilitu a jejich velikost nemůže přímo odrážet sociální komplexitu, ve které daný jedinec žije. U testování sociální hypotézy, snad více než kdy jindy, vyplynou některé z nevýhod komparativních analýz, které se zaměřují na srovnávání na vyšších taxonomických úrovních, přičemž mnoho důležitých detailů vyplyne až na úrovni jednotlivých druhů; jako příklad je možno uvést klanové uspořádání u koloniálně hnízdící vlhy běločelé (*Merops bullockoides*) (Emlen 1995).

### 6.1.2 Pářící systém

Spíše než velikost skupiny je tedy lepší zaměřit se na úroveň, na které jsou spolu jednotlivci v rámci skupiny provázáni. Takový vhled je možný například přes pářící systém. Ptáci byli v rámci Emeryho analýzy (2007) rozděleni do několika kategorií. Monogamní, kooperativně hnízdící, polygamní, polygynní a polyandriční. Jelikož rozpoznáváme několik typů monogamie, byli tito ptáci ještě rozděleni do tří skupin. Jako jednoletou monogamii označují autoři neexkluzivní svazky na jednu hnízdní sezónu, které nejsou obnovovány.



Svazky, které bývají uzavírány na dobu delší než jeden rok označili autoři jako „1“ a poslední kategorií byly dlouhodobé svazky. Do dlouhodobých svazků jsou zahrnuty hlavně druhy, u kterých se uvádí celoživotní svazky, jako například albatrosi (Diomedidae).

Monogamie je nejčastějším pářicím systémem u ptáků, Lack (1968) uvádí, že až 90 % ptáků je monogamních, (Cockburn 2006) uvádí nižší, přesto stále vysoké zastoupení u 75 % až 81 % druhů. Emery našel silnou korelaci relativní velikosti mozku u druhů s monogamními dlouhotrvajícími svazky a u druhů kooperativně hnízdících. Při porovnání vzdálenějších taxonů, které vykazují přítomnost dlouhodobých svazků, se nabízí vysvětlení, že monogamie a užší svazky obecně umožňují lepší spolupráci na výchově potomka u altriciálních druhů, což umožňuje vývin většího mozku (Dunbar a Shultz 2007; Shultz a Dunbar 2010).

Druhým možným efektem monogamie, by mohl být rozvoj mozku kvůli náročným strategiím samic a samců, kteří se musí vyrovnávat s nebezpečím nevěry partnera (Garamszegi a kol. 2005). Pohlavní výběr zvyšuje velké mozky u druhů, které se musejí vyrovnávat s mimopárovou paternitou. Garamszegi nenašel mezi druhy úzkou souvislost mezi mimopárovou paternitou a relativní velikostí mozku. Nicméně na základě fylogenetické analýzy a srovnání mezi pohlavími objevil pozitivní korelaci u druhů s vysokou mimopárovou paternitou, kde samičky měly větší mozky než samci.

### 6.1.3 Kooperativní hnízdění a rodičovská péče

Vzhledem k vysoce zastoupené monogamii u ptačích druhů je biparentální péče velmi rozšířeným znakem. Přítomnost helperů je pak udávána u 9 % ptačích druhů (Cockburn 2006). Kooperativní hnízdění umožňuje rozložení výdajů při péči o potomka (Isler a Van Schaik 2009a), nicméně při analýze na nižší taxonomické úrovni u Corvidů (Corvida sensu Sibley a Ahlquist 1990) nenašli Iwaniuk a Arnold (2004) spolehlivou korelaci mezi kooperativním hnízděním a relativní velikostí mozku. Corvida jako skupina byla vybrána, protože druhy sdílí stejný vývojový mód a zároveň je zde zastoupeno kooperativní hnízdění (například Baglione a kol. 2002). Pouze mezi kystráčkovitými (Meliphagidae) byla nalezena spolehlivá korelace mezi velikostí mozku a kooperativním hnízděním. Corvida v pojetí Sibleyho a Ahlquista se však rozpadli na několik samostatných linií a kystráčkovití jsou bráni jako jedna z bazálních linií Oscines (Barker a kol. 2004). Proto může být tato analýza zneprůhledněna zohledněním ne zcela platných fylogenetických vztahů.

Efekt rodičovské péče byl probrán v kapitole Ontogenetický vývoj, protože úzce souvisí s jednotlivými vývojovými strategiemi. Bylo prokázáno, že doba rodičovské péče je pozitivním korelátem velikosti mozku. To potvrzuje i analýza mezi druhy s biparentální péčí a druhy s polygynií (Shultz a Dunbar 2010). Druhy s biparentální péčí vykazovaly relativně větší mozky než druhy polygynické.

V tomto kontextu je nutno podotknout, že pářicí systém a doprovodné znaky mohou být specifickou strategií druhů, které jsou pod velkým selekčním tlakem prostředí (Jetz a Rubenstein 2011; Hatchwell a Komdeur 2000). Často tak u ptáků obývajících nehostinné biotopy (například tučňáci, některé alky) může být monogamie nutnou podmínkou zabezpečující úspěšné vyvedení mláďat.

## 6.2 HNÍZDNÍ PARAZITISMUS

Hnízdní parazitismus má u ptáků několik forem. Ptáci mohou klást vejčka do hnízd svého, či jiného druhu a může se jednat jak o obligátní, tak příležitostnou strategii. Dále se budu věnovat pouze obligátnímu mezidruhovému hnízdnímu parazitismu, protože je to nejlépe prozkoumaná forma.

Mezidruhový hnízdní parazitismus využívá asi 1 % ze všech ptáků a vyvinul se nejspíše několikrát nezávisle na sobě (Sorenson a Payne 2002). Nacházíme jej u kukaček (Cuculiformes), vdovek (rod *Vidua*), vlhovců (Icteridae), medozvěstek (Indicatoridae), některých pěnkav (Fringillidae) a také u jednoho zástupce kachen u kachnice černohlavé (*Heteronetta atricapilla*). Hnízdní parazité se na jednu stranu zbavují nákladů spojených s výchovou mláďat, na druhou stranu musí čelit nákladům spojeným s parazitismem samotným, jako je nutnost mimiker, hledání hnízd správného hostitele a podobně. Dopad těchto tlaků na velikost mozku tak byla často diskutována. Iwaniuk (2004) se snažil ve své analýze zohlednit problematičnost komparativních studií a pracoval tak s několika fylogenetickými modely. Samotná data vykazovala spíše negativní korelaci, velikost mozku tak byla relativně menší u druhů s hnízdním parazitismem. Po zohlednění fylogeneze však získal rozporuplné výsledky. Obdobnou analýzu provedl Corfield a kolektiv (2013) u řádu šplhavci (Piciformes) mezi medozvěstkami (Indicatoridae), africkými (Lybiidae) a asijskými vousáky (Megalaaimidae), datly (Picidae) a tukany (Ramphastidae). V jejich analýze datli vykazovali relativně větší mozky než všechny zbylé čeledi a naopak mědozvěstky, které provozují hnízdní parazitismus, vykazovaly relativně nejmenší mozky ze všech čeledí kromě afrických vousáčů. Zároveň byla zřetelná diverzita ve velikosti jednotlivých částí mozku, kdy mozek datlů oproti jiným čeledím vykazoval převahu koncového mozku. Známe celkem 17 druhů medozvěstek ze čtyř rodů a bohužel v analýze byly zastoupeny pouze dva druhy z jednoho rodu. Proto může být analýza zkreslená nepostihnutím celé variability zastoupené u medozvěstek.

Boerner a Krüger (2008) provedli rozsáhlou analýzu u kukaček, zahrnující kromě hnízdního parazitismu i další ekologické znaky a celkem pracovali se třinácti proměnnými. Parazitické kukačky měly relativně menší mozky než neparazitické druhy a výsledky zůstaly signifikantní i po zohlednění fylogeneze. Modelovali i pravděpodobný průběh evoluce v jednotlivých znacích. Podle jejich výsledků předcházela redukce mozku vyvinutí hnízdního parazitismu a dalších zkoumaných znaků (migrace či obývání méně produktivních prostředí). Tudíž ani jeden z výše zmíněných aspektů životní strategie

nebyl původní příčinou redukce mozku. Je možná škoda, že se autoři nesnažili do modelu zahrnout i vývojový mód. Mláďata parazitů mají často uspíšený vývoj, aby získala výhodu nad mláďaty hostitele (O'Connor 1984; Honza a kol. 2001). Popřípadě je zkrácení vývoje nutné, protože například kukačky často parazitují na pěvcích, kteří mají obvykle kratší vývojovou dobu, a bylo by riskantní se v tomto směru od svých hostitelů odlišovat. Jak bylo ukázáno výše, vývojový mód koreluje s velikostí mozku, a proto bývá často využíván jako hypotetické odůvodnění relativně malých mozků u hnízdních parazitů (Iwaniuk 2004). Bylo by tedy snad přínosné, kdyby se v modelu průběhu evoluce u jednotlivých znaků zohlednil i tento.

### 6.3 ZPĚV

Zpěv hraje během života pěvců (Passeriformes) zásadní roli, je důležitý pro vábení samičky a obhajování teritoria. Je to zároveň velmi rozmanitý znak, kterým se liší i jedinci jednoho druhu komplexitou a velikostí repertoáru. To samozřejmě komplikuje komparativní analýzy, protože se autoři mohou lišit v tom, podle jakých znaků komplexitu měří. Zároveň není úplně jednoduché rozlišit u všech druhů, do jaké míry je druhově specifický zpěv vrozený a do jaké míry se jej mladí samci musejí učit.

Podle některých autorů může zpěv odrážet kvalitu samce (Gil a Gahr 2002; Spencer a kol. 2005; ale Galeotti a kol. 1997) a samice opravdu dávají přednost samcům s komplikovanějšími zpěvy (Catchpole 1987). Zpěv je tak pod tlakem pohlavního výběru. Jelikož je zároveň jedním ze znaků, u kterého známe konkrétní mozková jádra a dráhy, které jsou se zpěvem funkčně svázány, umožňuje nám to předpokládat, že mozek může odpovídat na tento tlak změnou velikosti, což může vést i ke vzniku dimorfismu mezi mozky samců a samic (MacDougall-Shackleton a Ball 1999).

Mezi oblastmi mozku zkoumané v souvislosti se schopností zpěvu patří řídicí hlasové centrum (v anglické literatuře high vocal center HVC) a v některých případech i navázané jádro *nucleus robustus archistriatalis*, popřípadě area X a další jádra. Velikost těchto struktur však může během roku kolísat (Brenowitz a kol. 1991), proto je důležité při analýze zohlednit i dobu, ze které jsou data získána. DeVoogd a kolektiv (1993) analyzovali celkem 41 druhů zpěvných ptáků (Oscine). Velikosti funkčních oblastí získali volumetrickou analýzou mozků perfuzně fixovaných ptáků. Údaje o komplexitě zpěvu byly sebrány z literatury a komplexitu zpěvu vyvozovali autoři z počtu písní v repertoáru a počtu slabik v písni. DeVoogd a jeho spolupracovníci našli pozitivní korelaci mezi velikostí HVC a počtem písní v repertoáru, nikoliv však s počtem slabik. Oblast X korelovala pouze s velikostí HVC, což podle autorů poukazuje na to, že funkčně propojené struktury se zvětšují společně. Vztah ale tedy není přímý, protože jinak by, podle mého, museli nalézt také korelaci u oblasti X s počtem písní v repertoáru.

V pozdější studii Airey a DeVoogd (2000) testovali tyto závěry na zebříčkách (*Taeniopygia guttata castanotis*). Měřili celkem čtyři jádra spojená s vokalizační funkcí (HVC, area X, *nucleus lateralis magnocellularis nidopallii anterioris*

a *nucleus robustus arcopallialis*). Komplexitu repertoáru měřili jako celkový počet elementů během jedné fráze (elementové číslo), celkový počet unikátních elementů během jedné fráze (velikost repertoáru) a délku fráze. Relativní velikost HVC, vztažená k velikosti koncového mozku či k jinému vokalizačnímu jádru, hrála nejdůležitější roli a korelovala kladně s velikostí repertoáru a délkou fráze. Naopak, předchozí analýza, kterou provedli Macdougall-Shackleton a kolektiv (1998), neukázala žádnou významnou korelaci. Rozdílné výsledky tak mohou být dány jinými podmínkami, ve kterých byli ptáci drženi, než byli využiti pro analýzu. Vskutku, komplexita repertoáru byla vyšší a zpěvná centra větší ve studii DeVoogda než ve studii Macdougall-Shackletona. Výsledky tak byly nejspíše ovlivněny rozdílnou metodikou. Curie a spolupracovníci (2004) potvrdili dřívější zjištění, že komplexita repertoáru, měřená jednak počtem písní a jednak počtem slabik v písni, koreluje s velikostí HVC. Zkoumali i vztah k celkové velikosti mozku, zde však žádnou korelaci neobjevili.

## 6.4 STAVBA LOUBÍ

Zajímavý fenomén je stavba „loubí“ u zástupců čeledi lemčíkovití (Ptilonorhynchidae). Samičky preferují samce, kteří stavějí komplikovanější a zdobenější loubí (Uy a Borgia 2000). Madden (2001) tak předpokládal, že komplexnost staveb a s tím svázaná potřeba paměti, inovací a sbírání zkušeností by se mohla projevit ve velikosti mozku. Ke sběru velikosti mozku byl v jeho analýze využit rentgen a informace o velikosti těla byla odvozena z koster. Loubí samotná lze rozdělit do dvou typů. První připomíná tunel, který je často neuzavřený a propracovanost stěn se mnohdy liší. Druhá se podobají májce, obvykle se jedná o materiál navršený do výše okolo stromu. Madden analyzoval celkem třináct druhů, pět které staví tunelová loubí, čtyři které staví loubí májková a čtyři druhy loubí nestavící. Komplexita loubí, která zahrnovala jak rozsáhlost stavby, počet stěn a májek, tak užití a rozmístění dekorací, byla ohodnocena na škále od jedné do pěti podle nezávislých popisů z literatury. Číslo jedna měli ptáci, kteří loubí nestaví vůbec. Určitou komplikací bylo podle autora porovnání dvou konstrukčních typů stavby, proto byl index komplexnosti udělen uvnitř jednotlivých typů. Při porovnání celé čeledi se u předpokládaných ancestrálních druhů, které nestaví loubí, nenašel významný rozdíl ve velikosti mozku oproti blízkým zástupcům pěvců. Tím vyloučil, že by celá čeleď měla již od počátku predispozici pro relativně větší mozky. Uvnitř lemčíkovitých (Ptilonorhynchidae) pak Madden (2001) našel korelaci, kdy druhy stavící loubí měly relativně větší mozky. I komplexita loubí pozitivně korelovala s velikostí mozku, kdy komplexnější loubí stavěli ptáci s relativně většími mozky.

To je v kontrastu s pozdější analýzou, kterou provedli Day a kolektiv (2005). Analyzovali 16 druhů, u kterých velikost mozku získali přímo ze zvířat po perfuzi spolu s váhou těla. Použili stejné škálování komplexnosti loubí jako Madden, ale mimo celkové velikosti mozku hledali korelaci i mezi jednotlivými oblastmi (mozeček, hipokampus a telencefalon bez hipokampu). Nalezli podobnou pozitivní korelaci mezi velikostí celého mozku a také s velikostí koncového mozku a schopností stavby loubí. S komplexitou celkové stavby však v jejich analýze spolehlivě korelovala pouze velikost mozečku. Mozeček je oblast spojená mimo jiné s motorikou a prostorovým plánováním, proto výsledek analýzy není pro autory překvapivý. Rozdíl oproti zjištění Maddena může být způsoben jinou užitou metodikou při získávání dat a také jiným fylogenetickým modelem.

## 6.5 UKLÁDÁNÍ POTRAVY

Ukládání potravy (food-hoarding, či také food storing) je znak, který vykazuje mnoho zvířat, včetně temperátních ptáků, kteří se musejí vypořádat se sezónními výkyvy v dostupnosti potravy (Vander Wall 1990). U ptáků je často toto chování pozorováno u krkavcovitých (Corvidae) (Healy a Krebs 1992) či u sýkorovitých (Paridae) (Healy a Krebs 1996). Intenzita, s jakou je ukládání potravy využíváno, se mezi jednotlivými druhy liší. Některé druhy využívají uloženou potravu po kratší době, popřípadě uložené zásoby tvoří jen zlomek jejich potravy. Některé druhy se naopak na zásoby spoléhají a vytváří si zásoby velmi dlouhodobé. Odlišení těchto kategorií je klíčové pro úspěšné porovnání.

Předpokládá se, že ukládání potravy vyžaduje dobrou paměť a orientaci v prostoru (Krebs 1990), je tak dalším znakem, který byl s úspěchem spojen s určitou oblastí mozku. Hippokampální formace je u ptáků homologická témuž u savců a tedy zodpovídá mimojiné za prostorovou paměť (Colombo a Broadbent 2000). Krebs tak na 7 druzích z čeledi krkavcovití analyzoval objem hippokampální formace a míry ukládání potravy. Vzhledem k tomu, že dva druhy patřily do stejného rodu, sloučil vránu černou (*Corvus corone*) a havrana polního (*Corvus frugilegus*). Jeho výsledky naznačovaly, že velikost hippokampální formace je svázána s mírou uskládání potravy mezi krkavcovitými. V kontrastu s tím Brodin a Lundborg (2003) nepotvrdili žádný vztah ve své o málo větší analýze. Zdá se však, že to bylo spíše vinou nevyváženého a malého datasetu, protože v ještě pozdější studii Garamszegi a Eens (2004) druhy spoléhající na ukládání potravy mají nejen větší hipokampus, ale i celý mozek.

## 6.6 NOČNÍ AKTIVITA

Senzorické a kognitivní požadavky, jež klade noční aktivita na živočichy, jsou odlišné oproti aktivitě denní. Předpokládá se tedy, že se toto přizpůsobení může projevit jak na změně ve velikosti *tectum opticum*, tak čichových laloků. V rozsáhlé původní analýze Bennetta a Harveyho (1985) se však nepotvrdil žádný signifikantní rozdíl ve velikosti *tectum opticum* mezi denními a nočními ptáky. Oproti tomu se v pozdější analýze prokázala pozitivní

korelace mezi noční aktivitou a velikostí mozku (Garamszegi a kol. 2002). Velikost oka se také prokazatelně měnila u nočních druhů. V Garamszegiho analýze většina nočních ptáků měla větší oči než ptáci denní. Lze tedy předpokládat, že zvětšení mozku může být výsledkem zvětšení zrakových center, včetně *tectum opticum*. Autoři zohlednili jak fylogenetickou závislost, tak další možné aspekty, jako je způsob lovení kořisti. Na druhou stranu analýza Iwaniuka a kolektivu (2010) naznačuje, že souvislost mezi způsobem života a organizací mozku se nemusí vždy projevit přímočaře. U sov, papoušků a vrubozobých například nacházejí překvapivě zmenšené centra tzv. tektofugální dráhy, tedy především *tectum opticum*. Autoři spekulují, že to může souviset s postavením očí na lebce, či s morfologií sítnice. Healy a Guilford (1990) našli u nočních ptáků větší čichové laloky, jejich analýza však byla provedena metodou, která nezohlednila fylogenetickou závislost mezi jednotlivými taxony. S tímto problémem se ostatně potýká většina dřívějších prací z 80. a 90. let.

## 7 DOMESTIKACE

Mezi všemi ostatními možnými vlivy je myslím zajímavé podívat se, jak se na evoluci mozku může podílet domestikace. Domestikace je, s trochou nadsázky, nejdéle běžící experiment v lidských dějinách. První domestikace bývá datována mezi 14 000 a 12 000 let před naším letopočtem u psů (Kruska 2010). Domestikovaná zvířata se od svých divokých předchůdců liší v mnoha aspektech. Umělý výběr nepreferoval jen fenotypové znaky, jako je velikost, popřípadě barva, ale zaměřoval se i na povahové rysy. Zvířata byla vybírána tak, aby se potlačila jejich agresivita a strach ze člověka (Kruska 1988; Kruska 2005). Často jsou spojeny s domestikací i změny reprodukčního chování, samice často přestávají stavět hnízdo a snášejí vejce volně a obvykle jich také kladou více, samci často přecházejí k polygynii (Mills a kol. 1997). Tyto změny, zejména změny pářicího systému, mají určitý vztah k velikosti mozku, jak bylo nastíněno výše.

Redukce velikosti mozku je častým doprovodným jevem domestikace. Zajímavé ovšem je, že se liší u jednotlivých druhů. Obvykle u druhů více encefalizovaných dochází k redukci výraznější (Kruska 1988). Zatímco prasata domácí vykazují redukci asi 33,4 % oproti divokým prasatům, u herbivorů se redukce pohybuje mezi 14 a 24 % (Zeder 2012). Jednotlivé oblasti se nezmenšují rovnoměrně (Ebinger 1995), nejspíše v závislosti na vlastnosti pro kterou je dané zvíře selektováno. U norka Kruska (1996) zaznamenal velkou redukci ve velikosti mozečku, což může vysvětlovat pobyt norka v klecích s menšími nároky na motoriku. Často jsou také zasaženy oblasti zodpovědné za endokrinní funkce a regulaci agrese a instinktivního chování. Limbický systém tak u ovcí a psů vykazuje redukci až o 40 % (Kruskal 1988).

U ptáků se míra redukce v závislosti na druhu pohybuje od 7 % do 29 %. U kachen (*Anas platyrhynchos*) se pohybuje okolo 16 % (Ebinger 1995). Nejmenší redukce je zaznamenána u holubů (*Columba palumbus*), což je vlastně přirozené, vzhledem k tomu, pro jakou funkci byli a jsou holubi využíváni (Mehlhorn a Rehkämper 2013). Rehkämper a kolektiv (2008) porovnávali velikosti mozku a jeho částí u divokého holuba skalního (*Columba livia livia*), u holubů závodních a okrasných. Z okrasných holubů bylo vybráno 9 různých plemen, aby byla postihnuta velikostní variabilita a také zohledněna schopnost letu. Pro jednotlivá plemena byly získány váhy těl a po usmrcení a perfuzní fixaci byly získány i hodnoty pro velikost mozku. Kromě měření celkové velikosti mozku (kde však nebyl započítán objem komor, mozkových obalů, pozůstatků nervů a choroidního plexu a autory tak byl označován jako čistý objem mozku) se zaměřili i na pět částí, a to mozkový kmen, mozeček, *tectum opticum* a *optic tract* sloučené do jedné proměnné, diencefalon a telencefalon. V jejich analýze domácí holubi vykazovali menší objem mozku, nicméně u jednoho plemene (*Saxonian cropper*) zmenšení pozorováno nebylo, rozdíl se však projevil ve velikosti jednotlivých částí. Pozorovali také zmenšení koncového mozku a mozečku u všech domácích holubů. Závodní holuby však měli větší hipokampus oproti divokému holubovi. Tato korelace jde ruku v ruce s účelem, pro který byli závodní holubi vyšlechtěni, hipokampus zodpovědný za prostorovou paměť je při závodech samozřejmě nepostradatelný. Tato studie tak může být brána i jako jedna z ukázek mozaikovitého vývoje mozku u ptáků.

## KRITIKA KOMPARATIVNÍCH ANALÝZ

Během 90. let došlo k obnovení zájmu o komparativní analýzy evoluce mozku a jeho velikosti. Tato snaha navázala na tradiční studie 70. a 80. let (Bennett a Harvey 1985; Pagel a Harvey 1988). Hlavním impulzem byli jednak nové metodické přístupy umožňující zohlednit fylogenetickou závislost dat (Felsenstein 1985), jednak nové rozsáhlejší datasety, zahrnující i jiné obratlovce než savce (například Iwaniuk a Nelson 2003; Mlíkovský 1989; Mlíkovský 1989a; Mlíkovský 1989b; Mlíkovský 1990; Mlíkovský 2003).

Rozsáhlé analýzy komplikuje u ptáků stále ne zcela rozřešená systematika na vyšších taxonomických úrovních. Přes rozsáhlé nedávné snahy (Hackett a kol. 2008; Jarvis a kol. 2014; Prum a kol. 2015) není všeobecně přijatý konsensus. Mnohé starší analýzy pak využívají zastaralé systémy, zejména systém podle Sibleyho a Ahlquista (1990). Poznání ptačí fylogeneze je obtížné jak kvůli absenci fosilního záznamu, tak kvůli rychlé radiaci, která proběhla buď již ve svrchní křídě, či krátce na přelomu Křída - Terciér, kdy zároveň došlo i k rozsáhlé extinkci (Slack a kol. 2006; Milner a Walsh 2009). Uvolnění nik po vyhynulých druzích by tak mohlo být jedním z klíčových důvodů rozsáhlého úspěchu ptačí linie.

V posledních letech byl komparativní přístup kritizován (viz např. Healy a Rowe 2007). Jak již bylo nastíněno výše, přebírání dat z více zdrojů může vnášet systematickou chybu do všech analýz. Healy a Rowe také kritizovali často jednostranný přístup, kdy byla zkoumána korelace jen s jednou a priori vybranou vysvětlující proměnnou. Zdá se, že jejich kritika dostala sluchu a mnozí výzkumníci se ve svých posledních analýzách snaží vyvarovat přebírání dat z různých zdrojů (Shultz a Dunbar 2010) a zahrnout do svých analýz další potenciálně doplňující proměnné, u ptáků nejčastěji tedy vývojový mód, či migraci (Boerner a Krüger 2008). Hlavní problém, který přináší komparativní přístup je nezjištění kauzálních vztahů mezi jednotlivými znaky. Zajímavá je v tomto ohledu analýza u kukaček Boerner a Krügera (2008). Na základě modelu průběhu evoluce vyvrátili do určité míry obecně přijímanou představu, že hnízdní parazitismus vedl k redukci velikosti mozku.

## 8 ZÁVĚR

V průběhu minulých sta let bylo vynaloženo značné úsilí pro nalezení možných selekčních tlaků podílejících se na rozvoji mozku a evolučních či vývojových omezení působících jako limitující faktory pro jeho evoluci. Přes velké množství korelativních studií publikovaných v posledních 30 letech však stále nevíme, které selekční tlaky a omezení jsou pro evoluci mozku klíčové. V „rozpletení“ jednotlivých vztahů nám brání jejich častá vzájemná úzká souvislost. Není vůbec snadné nalézt pro komparaci druhy lišící se jen v jednom sledovaném znaku, a proto je zapotřebí rozsáhlejších analýz analyzujících ideálně celou plejádu potenciálních proměnných. Altriciální typ vývoje se zdá být jedním z nejdůležitějších znaků, neboť umožňuje prodloužení neurogeneze do období po vylíhnutí mláďat, což umožňuje značný rozvoj mozku, zvláště mozku koncového. Altricialitu doprovází často specifický pářicí systém (monogamie) a potenciálně i další možná sociální uspořádání (přítomnost helperů), která napomáhají vyrovnání se s přidanými náklady, jež mláďata s prodlouženou dobou vývoje zákonitě generují. Přesto se jedná pouze o jednu z minimálně dvou nezávislých cest, jak dosáhnout rozvoje koncového mozku, což dokládají analýzy u vrubozobých (Anseriformes). Nicméně velikost mozku je, zdá se, omezena alespoň shora metabolicky náročnými znaky, jako je například migrace.

Daří se také vysledovat zvětšení určitých oblastí, jež odpovídají na tlak zprostředkovaný skrze specifické znaky, jako je zpěv, stavba loubí či uchovávání potravy. Vývoj velkého mozku je tak umožněn specifickými vývojovými strategiemi a omezen svými energetickými nároky. Odpověď na otázku, proč by se měly mozky celkově v liniích zvětšovat, je však obtížnější. Ostatně, jak trefně poznamenává Striedter „Není nic špatného na tom být hloupý, dokud vám to prochází,“ (Striedter 2005 p. 133 vlastní předklad) minimálně z evolučního úhlu pohledu. Je proto s podivem, že tolik linií vykazuje tak velké mozky. Část této variability byla vysvětlována nároky na paměť a kognitivní schopnosti, vznikající u živočichů žijících ve společenství. U ptáků se nicméně zdá, že sociální uspořádání je často spíše spojeno s péčí o mláďata a samo o sobě nemá tak velký vliv. Určitým řešením by tak



mohla být pomyslná spirála, do které se dostávají druhy s velkými mozky. Velký mozek umožní rozvoj kognitivních schopností, ty zásadně ovlivní fitness daného druhu a dále přispějí k rozvíjení mozku a stále odvozenějších kognitivních schopností. Tuto spirálu mohou pohánět různorodé faktory, zejména prostředí kladoucí na živočichy vysoké nároky, kterým se lze s úspěchem přizpůsobit díky inovativnímu chování a celkovému rozvoji kognice. Ostatně při domestikaci, která rozhodně může fungovat u některých druhů jako rapidní omezení různorodosti jejich prostředí a s tím souvisejících nároků na kognitivní schopnosti, dochází k druhotné redukci velikosti mozku. A právě u nejvíce encefalizovaných živočichů dochází při domestikaci k nejradikálnější změně v objemu mozku. Bohužel, přes všechny s úspěchem nalezené korelace se dostáváme k obligátní otázce o slepici a vejci. Proto nezbytnou součástí budoucích studií musí být i snaha modelovat nejpravděpodobnější průběh evoluce pro sledované znaky, což umožní formalizované testování alternativních hypotéz.

## 9 LITERATURA

- Adar, E., Lotem, A. & Barnea, A.**, 2008. The effect of social environment on singing behavior in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*) and its implication for neuronal recruitment. *Behavioural Brain Research*, 187(1), s.178-184.
- Aiello, L.C. & Wheeler, P.**, 1995. The Expensive-Tissue Hypothesis : The Brain and the Digestive System in Human and Primate Evolution. *Current Anthropologie*, 36(2), s.199-221.
- Airey, D.C. & DeVoogd, T.J.**, 2000. Greater song complexity is associated with augmented song system anatomy in zebra finches. *Neuroreport*, 11(10), s.2339-2344.
- Ariëns Kappers, C. U.; Huber, G. C.; Crosby, E. C.**, 1936. The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man. (Reprinted 1960. New York: Hafner)
- Ariëns Kappers, C.**, 1922. The ontogenic development of the Corpus striatum in birds and a comparison with mammals and man. s.136-158.
- Ashwell, K.W.S. & Scofield, R.P.**, 2008. Big birds and their brains: Paleoneurology of the New Zealand moa. *Brain, Behavior and Evolution*, 71(2), s.151-166.
- Baglione, V., Marcos, J.M. & Canestrari, D.**, 2002. Cooperatively breeding groups of carrion crow (*Corvus corone corone*) in northern Spain. *The Auk*, 119(3), s.790-799.
- Barja, G., Cadenas, S., Rojas, C., Perez-Campo, R., & Lopez-Torres, M.**, 1994. Low mitochondrial free radical production per unit O<sub>2</sub> consumption can explain the simultaneous presence of high longevity and high aerobic metabolic rate in birds. *Free radical research*, 21(5), 317-327.
- Barker, F. K., Cibois, A., Schikler, P., Feinstein, J., & Cracraft, J.**, 2004. Phylogeny and diversification of the largest avian radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(30), 11040-11045.
- Barton, R.A. & Harvey, P.H.**, 2000. Mosaic evolution of brain structure in mammals. *Nature*. s. 1055-1058.
- Battley, P. F., Piersma, T., Dietz, M. W., Tang, S., Dekinga, A., & Hulsman, K.**, 2000. Empirical evidence for differential organ reductions during trans-oceanic bird flight. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 267(1439), 191-195.
- Beauchamp, G. & Fernández-Juricic, E.**, 2004. Is there a relationship between forebrain size and group size in birds? *Evolutionary Ecology Research*, 6(6), s.833-842.
- Bennett, F. & Ruben, J.**, 1979. Endothermy and activity in vertebrates. *Science*, 206(4419), s.649-654.
- Bennett, P.M. & Harvey, P.H.**, 1985. Relative brain size and ecology in birds. *Journal of Zoology*, 207(2), s.151-169.
- Boerner, M. & Krüger, O.**, 2008. Why do parasitic cuckoos have small brains? Insights from evolutionary sequence analyses. *Evolution*, 62(12), s.3157-3169.
- Brenowitz, E. A., Nalls, B., Wingfield, J. C., & Kroodsma, D. E.**, 1991. Seasonal changes in avian song nuclei without seasonal changes in song repertoire. *The Journal of neuroscience*, 11(5), 1367-1374.

- Brodin, A. & Lundborg, K.**, 2003. Is hippocampal volume affected by specialization for food hoarding in birds *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 270(1524), s.1555-1563.
- Burish, M.J., Kueh, H.Y. & Wang, S.S.H.**, 2004. Brain Architecture and Social Complexity in Modern and Ancient Birds. *Brain, Behavior and Evolution*, 63(2), s.107-124.
- Butler, A.B., Reiner, A. & Karten, H.J.**, 2011. Evolution of the amniote pallium and the origins of mammalian. *Academy of Science*, s.14-27.
- Byrne, W.R.**, 1997. Machiavellian Intelligence. *Evolutionary Anthropology*, s. 172-179.
- Catchpole, C.K.**, 1987. Bird song, sexual selection and female choice. *Trends in Ecology & Evolution*, 2(4), s.94-97.
- Clark, D. a, Mitra, P.P. & Wang, S.S.**, 2001. Scalable architecture in mammalian brains. *Nature*, 411(6834), s.189-193.
- Cobos, I., Shimamura, K., Rubenstein, J. L., Martin, S., & Puellas, L.**, 2001. Fate map of the avian anterior forebrain at the four-somite stage, based on the analysis of quail-chick chimeras. *Developmental biology*, 239(1), 46-67.
- Cockburn, A.**, 2006. Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273(1592), s.1375-1383.
- Colombo, M. & Broadbent, N.**, 2000. Is the avian hippocampus a functional homologue of the mammalian hippocampus? *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 24(4), s.465-484.
- Corfield J.R., Birkhead T.R., Spottiswoode C.N., Iwaniuk A.N., Boogert N.J., Gutiérrez-Ibáñez C., Overington S.E., Wylie D.R. & Lefebvre, L.**, 2013. Brain size and morphology of the brood-parasitic and cerophagous honeyguides (Aves: Piciformes). *Brain, behavior and evolution*, 81(3), 170-186.
- Darwin, C. R.**, 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. 1st ed. Murray. London.
- Day, L.B., Westcott, D.A. & Olster, D.H.**, 2005. Evolution of bower complexity and cerebellum size in bowerbirds. *Brain, Behavior and Evolution*, 66(1), s.62-72.
- Degolier, T.F., Mahoney, S.A. & Duke, G.E.**, 1999. Relationships of Avian Cecal Lengths to Food Habits, Taxonomic Position, and Intestinal Lengths. *The Condor*, 101(3), s.622-634.
- Devoogd, T. J., Krebs, J. R., Healy, S. D., & Purvis, A.**, 1993. Relations between song repertoire size and the volume of brain nuclei related to song: comparative evolutionary analyses amongst oscine birds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 254(1340), 75-82.
- Dicke, U. & Roth, G.**, 2016. Neuronal factors determining high intelligence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 371(1685), s.1-9
- Dunbar, R.I.M. & Shultz, S.**, 2007. Evolution in the social brain. *Science*, s.1344-7.
- Dunbar, R.I.M.**, 1992. Neocortex Size as a Constraint on Group-Size in Primates. *Journal of Human Evolution*, 22(6), s.469-493.
- Dunbar, R.I.M.**, 1998. The Social Brain Hypothesis. *Evolutionary Anthropology*, s.178-190.

- Ebinger, P.**, 1995. Domestication and plasticity of brain organization in mallards (*Anas platyrhynchos*). *Brain, Behavior and Evolution*, 45(5), s.286-300.
- Edinger, L.**, 1908. the Relations of Comparative Anatomy To Comparative Psychology. *The journal of Comparative Neurology and Psychology*, 18(5), s.437-457.
- Emery, N. J., Seed, A. M., Von Bayern, A. M., & Clayton, N. S.**, 2007. Cognitive adaptations of social bonding in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 362(1480), 489-505.
- Emery, N.J.**, 2004. Are corvids 'feathered apes'? Cognitive evolution in crows, rooks and jackdaws. *Comparative Analysis of Mind*. s. 181-213.
- Emery, N.J.**, 2006. Cognitive ornithology: the evolution of avian intelligence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 361(1465), s.23-43.
- Emlen, S.T.**, 1995. An evolutionary theory of the family. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 92, s.8092-8099.
- Felsenstein, J.**, 1985. PHYLOGENIES AND THE COMPARATIVE METHOD. *The American Naturalist*, 125(1), s.1-15.
- Finlay, B.L. & Darlington, R.B.**, 1995. Linked regularities in the development and evolution of mammalian brains. *Science*, s.1578-1584.
- Franklin, D. C., Garnett, S. T., Luck, G. W., Gutierrez-Ibanez, C., & Iwaniuk, A. N.**, 2014. Relative brain size in Australian birds. *Emu*, 114(2), 160-170.
- Gaillard, J. M., Allaine, D., Pontier, D., Yoccoz, N. G., & Promislow, D. E.**, 1994. Senescence in natural populations of mammals: a reanalysis. *Evolution*, 509-516.
- Galeotti, P., Saino, N., Sacchi, R., & Møller, M. A. P.**, 1997. Song correlates with social context, testosterone and body condition in male barn swallows. *Animal Behaviour*, 53(4), 687-700.
- Galván, I. & Møller, A.P.**, 2011. Brain size and the expression of pheomelanin-based colour in birds. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(5), s.999-1006.
- Garamszegi, L.Z. & Eens, M.**, 2004. The evolution of hippocampus volume and brain size in relation to food hoarding in birds. *Ecology Letters*, s.1216-1224.
- Garamszegi, L. Z., Eens, M., Erritzøe, J., & Møller, A. P.**, 2005. Sperm competition and sexually size dimorphic brains in birds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272(1559), 159-166.
- Garamszegi, L. Z., Biard, C., Eens, M., Møller, A. P., Saino, N., & Surai, P.**, 2007. Maternal effects and the evolution of brain size in birds: overlooked developmental constraints. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 31(4), 498-515.
- Garamszegi, L.Z., Møller, A.P. & Erritzøe, J.**, 2002. Coevolving avian eye size and brain size in relation to prey capture and nocturnality. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 269(1494), s.961-7.
- García-Peña, G. E., Thomas, G. H., Reynolds, J. D., & Székely, T.**, 2009. Breeding systems, climate, and the evolution of migration in shorebirds. *Behavioral Ecology*, arp093.
- García-Peña, G. E., Sol, D., Iwaniuk, A. N., & Székely, T.**, 2013. Sexual selection on brain size in shorebirds (Charadriiformes). *Journal of evolutionary biology*, 26(4), 878-888.

- Gil, D. & Gahr, M.**, 2002. The honesty of bird song: Multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 17(3), s.133-141.
- Gillooly, J.F. & McCoy, M.W.**, 2014. Brain size varies with temperature in vertebrates. *PeerJ*, 2, s.e301.
- Hackett, J.S., Kimball, R.T., Reddy, S., Bowie, R.C.K., Braun, E. L., Braun, M. J., Chojnowski, J.L., Cox, A., Han, K-L., Harshman,...& Zuri, T.**, 2008. A Phylogenomic Study of Birds Reveals Their Evolutionary History. *Science*, 320(5884), s.1763-1768.
- Hammond, K., Szewczak, J. & Król, E.**, 2001. Effects of altitude and temperature on organ phenotypic plasticity along an altitudinal gradient. *The Journal of experimental biology*, 204(Pt 11), s.1991-2000.
- Harvey, P.H., & Krebs, J.R.**, 1990. Comparing Brains. *Science*, 249(4965), s.140-146.
- Hatchwell, B.J. & Komdeur, J.**, 2000. Ecological constraints, life history traits and the evolution of cooperative breeding. *Animal Behaviour*, 59(6), s.1079-1086.
- Healy, S. & Guilford, T.**, 1990. Olfactory-bulb size and nocturnality in birds. *Evolution*, 44(2), s.339-346.
- Healy, S.D. & Krebs, J.R.**, 1992. Food storing and the hippocampus in Corvids Amount and Volume are Correlated. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 248(May 2013), s.241-245.
- Healy, S.D. & Rowe, C.**, 2007. A critique of comparative studies of brain size. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 274(1609), s.453-464.
- Healy, S.D., Gwinner, E. & Krebs, J.R.**, 1996. Hippocampal volume in migratory and non-migratory warblers: Effects of age and experience. *Behavioural Brain Research*, 81(1-2), s.61-68.
- Healy, S.D., Krebs, J.R.**, 1996. Food storing and the hippocampus in Paridae. *Brain, Behavior and Evolution* 47, 195-199.
- Heidinger, B. J., Blount, J. D., Boner, W., Griffiths, K., Metcalfe, N. B., & Monaghan, P.**, 2012. Telomere length in early life predicts lifespan. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(5), 1743-1748.
- Herculano-Houzel, S.**, 2014. The glia/neuron ratio: How it varies uniformly across brain structures and species and what that means for brain physiology and evolution. *Glia*, 62(9), s.1377-1391.
- Hofman M.A.**, 1983 Evolution of brain size in neonatal and adult placental mammals - a theoretical approach. *Journal of Theoretical Biology* 105:317-332.
- Holmes, J. & Austad, N.**, 1995. The evolution of avian senescence patterns: implications processes primary understanding aging. *American Zoology*, 317, s.307-317.
- Honza, M., Picman, J., Grim, T., Novák, V., Čapek Jr, M., & Mrlík, V.**, 2001. How to hatch from an egg of great structural strength. A study of the common cuckoo. *Journal of Avian biology*, 32(3), 249-255.
- Humphrey, N.**, 1976. The social function of intellect. *Growing Points in Ethology*, s.303-317.
- Hunt, G.R. & Gray, R.D.**, 2004. The crafting of hook tools by wild New Caledonian crows. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 271, s.888-90.

- Chakraborty, M. & Jarvis, E.D.**, 2015. Brain evolution by brain pathway duplication. ? *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 370(1684), s.1-12.
- Charvet, C.J. & Striedter, G.F.**, 2011. Developmental modes and developmental mechanisms can channel brain evolution. *Frontiers in neuroanatomy*, 5(February), s.4.
- Isler, K. & van Schaik, C.P.**, 2006a. Costs of encephalization: the energy trade-off hypothesis tested on birds. *Journal of Human Evolution*, 51(3), s.228-243.
- Isler, K. & van Schaik, C.P.**, 2009b. The Expensive Brain: A framework for explaining evolutionary changes in brain size. *Journal of Human Evolution*, 57(4), s.392-400.
- Isler, K. & Van Schaik, C.P.**, 2009a. Why are there so few smart mammals (but so many smart birds)? *Biology Letters*, 5, s.125-129.
- Isler, K. & van Schaik, C.P.**, 2016. How Our Ancestors Broke through the Gray Ceiling Comparative Evidence for Cooperative Breeding in Early Homo. *Current Anthropology*, 53(56), s.S453-S465.
- Isler, K., Schaik, C.P.**, 2006b. Metabolic costs of brain size evolution. *Biology Letters*, 2, s.5557-560.
- Iwaniuk, A.N. & Arnold, K.E.**, 2004. Is cooperative breeding associated with bigger brains? A comparative test in the Corvida (Passeriformes). *Ethology*, 110(3), s.203-220.
- Iwaniuk, A.N. & Hurd, P.L.**, 2005. The evolution of cerebrotypes in birds. *Brain, Behavior and Evolution*, 65(4), s.215-230.
- Iwaniuk, A.N. & Nelson, J.E.**, 2001. A comparative analysis of relative brain size in waterfowl (Anseriformes). *Brain, Behavior and Evolution*, 57, s.87-97.
- Iwaniuk, A.N. & Nelson, J.E.**, 2002. Can endocranial volume be used as an estimate of brain size in birds? *Canadian Journal of Zoology*, 80(1), s.16-23.
- Iwaniuk, A.N. & Nelson, J.E.**, 2003. Developmental differences are correlated with relative brain size in birds: a comparative analysis. *Canadian Journal of Zoology*, 81(12), s.1913-1928.
- Iwaniuk, A.N. & Wylie, D.R.W.**, 2007. Neural specialization for hovering in hummingbirds: Hypertrophy of the pretectal nucleus lentiformis mesencephali. *The Journal of Comparative Neurology*, 500(2), s.211-221.
- Iwaniuk, A. N., Gutierrez-Ibanez, C., Pakan, J. M., & Wylie, D. R.**, 2010. Allometric scaling of the tectofugal pathway in birds. *Brain, behavior and evolution*, 75(2), 122-137.
- Iwaniuk, A.N.**, 2004. Brood Parasitism and Brain Size in Cuckoos: A Cautionary Tale on the Use of Modern Comparative Methods. *International Journal of Comparative Psychology*, 17, s.17-33.
- Iwaniuk, A.N., Dean, K.M. & Nelson, J.E.**, 2004. A mosaic pattern characterizes the evolution of the avian brain. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, s.S148-51.
- Iwaniuk, A. N., Nelson, J. E., James, H. F., & Olson, S. L.**, 2004. A comparative test of the correlated evolution of flightlessness and relative brain size in birds. *Journal of Zoology*, 263(03), 317-327.
- Jaatinen, K. & Öst, M.**, 2016. Brain size-related breeding strategies in a seabird. *Oecologia*, 180(1), s.67-76.

- Jarvis, E. D., Güntürkün, O., Bruce, L., Csillag, A., Karten, H., Kuenzel, W., ... & Striedter, G.,** 2005. Avian brains and a new understanding of vertebrate brain evolution. *Nature Reviews Neuroscience*, 6(2), 151-159.
- Jarvis, E. D., Yu, J., Rivas, M. V., Horita, H., Feenders, G., Whitney, O., ... & Siang-Bakshi, C.,** 2013. Global view of the functional molecular organization of the avian cerebrum: mirror images and functional columns. *Journal of Comparative Neurology*, 521(16), 3614-3665.
- Jerison, H.J.,** 1973. Evolution of the Brain and Intelligence. *Evolution*, 30(1), s.483.
- Jetz, W. & Rubenstein, D.R.,** 2011. Environmental uncertainty and the global biogeography of cooperative breeding in birds. *Current Biology*, 21(1), s.72-78.
- Jones, O. R., Gaillard, J. M., Tuljapurkar, S., Alho, J. S., Armitage, K. B., Becker, P. H., ... & Clutton-Brock, T.,** 2008. Senescence rates are determined by ranking on the fast-slow life-history continuum. *Ecology Letters*, 11(7), 664-673.
- Karten, H. J.,** 1969. THE ORGANIZATION OF THE AVIAN TELENCEPHALON AND SOME SPECULATIONS ON THE PHYLOGENY OF THE AMNIOTE TELENCEPHALON\*. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 167(1), 164-179.
- Karten, H. J., & Dubbeldam, J. L.,** 1973. The organization and projections of the paleostriatal complex in the pigeon (*Columba livia*). *Journal of Comparative Neurology*, 148(1), 61-89.
- Krebs, J. R., Clayton, N. S., Healy, S. D., Cristol, D. A., Patel, S. N., & Jolliffe, A. R.** 1996. The ecology of the avian brain: food-storing memory and the hippocampus. *Ibis*, 138(1), 34-46.
- Krebs, J.R.,** 1990. Food-storing birds: adaptive specialization in brain and behaviour? *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 329(1253), s.153-160.
- Kruska, D.,** 1988. Mammalian domestication and its effect on brain structure and behavior. *Intelligence and evolutionary biology*, s.211-250.
- Kruska, D.C.,** 1996. The effect of domestication on brain size and composition in the mink (*Mustela vison*). *Journal of Zoology*, 239, s.645-661.
- Kruska, D.C.,** 2005. On the evolutionary significance of encephalization in some eutherian mammals: effects of adaptive radiation, domestication, and feralization. *Brain, behavior and evolution*, 65(2), 73-108.
- Kruska, D.C.,** 2010. The effects of domestication on brain size. *Evolution of Nervous Systems*, 3, s.143-153.
- Ku, H.H. & Sohal, R.S.,** 1993. Comparison of mitochondrial pro-oxidant generation and anti-oxidant defenses between rat and pigeon: Possible basis of variation in longevity and metabolic potential. *Mechanisms of Ageing and Development*, 72(1), s.67-76.
- Kuhn, Thomas S.,** 1997. Struktura vědeckých revolucí. Praha: Oikúmené. ISBN 80-86005-54-2.
- Lack, D.** 1968. Ecological Adaptations for Breeding in Birds. Methuen Ltd, London.
- Larsson, H.C.E., Sereno, P.C. & Wilson, J.A.,** 2000. Redescription of the Skull of Saurosuchus Galilei (Archosauria: Rauisuchidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*, s.615-618.

- Lendvai, Á. Z., Bókonyi, V., Angelier, F., Chastel, O., & Sol, D.**, 2013. Do smart birds stress less? An interspecific relationship. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, s.1-8.
- Lefebvre, L., Whittle, P., Lascaris, E., & Finkelstein, A.**, 1997. Feeding innovations and forebrain size in birds. *Animal Behaviour*, 53(3), 549-560.
- Livezey, B.C. & Humphrey, P.S.**, 2015. Flightlessness in Steamer-Ducks (Anatidae: tachyeres): Its Morphological Bases and Probable Evolution. *Evolution*, 40(3), s.540-558.
- MacDougall-Shackleton, S.A. & Ball, G.F.**, 1999. Comparative studies of sex differences in the song-control system of songbirds. *Trends in Neurosciences*, 22(10), s.432-436.
- Macdougall-Shackleton, S.A., Hulse, S.H. & Ball, G.F.**, 1998. Neural Correlates of Singing Behavior in Male Zebra Finches (*Taeniopygia guttata*). *Journal of Neurobiology*, 36, s.421-430.
- Madden, J.**, 2001. Sex, bowers and brains. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 268(1469), s.833-8.
- Maklakov, A.A., Immler, S., Gonzalez-Voyer, A., Rönn, J., & Kolm, N.**, 2011. Brains and the city: big-brained passerine birds succeed in urban environments. *Biology letters*, rsbl20110341.
- Maklakov, A.A., Immler, S., Gonzalez-Voyer, A., Rönn, J., & Kolm, N.**, 2013. Brains and the city in passerine birds: re-analysis and confirmation of the original result. *Biology letters*, 9(6), 20130859.
- Marden, J.H.**, 1990. Maximum Load-Lifting and Induced Power Output of Harris' Hawks Are General Functions of Flight Muscle Mass. *Experimental Biology*, 149(5), s.511-514.
- Martin, R.D. & Harvey, P. H.**, 1985. Brain size allometry: Ontogeny and phylogeny. Size and scaling in primate biology, s.147-173. ISBN 9781489936493
- Martin, R.D.**, 1981. Relative brain size and basal metabolic rate in terrestrial vertebrates. *Nature*, 293, s.57 -60.
- Martin, R.D.**, 1996. Scaling of the Mammalian Brain: the Maternal Energy Hypothesis. *News in Physiological Science*, 11(8), s.149-156.
- McNab, B.K.**, 1997. On the utility of uniformity in the definition of basal rate of metabolism. *Physiological and biochemical zoology*, 70(6), s.718-720.
- McNab, B.K.**, 2009. Ecological factors affect the level and scaling of avian BMR. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology*, 152(1), s.22-45.
- Medina, L. & Abellán, A.**, 2009. Development and evolution of the pallium. *Seminars in Cell and Developmental Biology*, 20(6), s.698-711.
- Mehlhorn, J., & Rehkämper, G.**, 2013. Some Remarks on Bird's Brain and Behavior under the Constraints of Domestication. *ISRN Evolutionary Biology*, 2013.
- Mills, A. D., Crawford, L. L., Domjan, M., & Faure, J. M.**, 1997. The behavior of the Japanese or domestic quail *Coturnix japonica*. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 21(3), 261-281.
- Milner, A.C. & Walsh, S.A.**, 2009. Avian brain evolution: New data from Palaeogene birds (Lower Eocene) from England. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 155(1), s.198-219.



- Mink, J.W., Blumenshine, R.J. & Adams, D.B.**, 1981. Ratio of central nervous system to body metabolism in vertebrates: its constancy and functional basis. *American Journal of Physiology - Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 241(3), s.203-212.
- Mirville, M.O., Kelley, J.L. & Ridley, A.R.**, 2016. Group size and associative learning in the Australian magpie (*Cracticus tibicen dorsalis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70(3), s.417-427.
- Mlíkovský, J.** 1990. Brain size in birds: 4. Passeriformes. *Acta Societatis Zoologicae Bohemoslovacae*, 54, s.27-37.
- Mlíkovský, J.**, 1989. Brain size in birds: 1. Tinamiformes through Ciconiiformes. *Věstník Československé společnosti zoologické*, 53, s.33-47.
- Mlíkovský, J.**, 1989a. Brain size in birds: 2. Falconiformes through Gaviiformes. *Věstník Československé společnosti zoologické*, 53, s.200-213.
- Mlíkovský, J.**, 1989b. Brain size in birds: 3. Columbiformes through Piciformes. *Věstník Československé společnosti zoologické*, 53, s.252-264.
- Mlíkovský, J.**, 2003. Brain size and foramen magnum area in crows and allies (Aves: Corvidae). *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, 67, s.203-211.
- Møller, A.P., Erritzøe, J. & Garamszegi, L.Z.**, 2005. Covariation between brain size and immunity in birds: Implications for brain size evolution. *Journal of Evolutionary Biology*, 18(1), s.223-237.
- Navara, K.J., Hill, G.E. & Mendonça, M.T.**, 2005. Variable Effects of Yolk Androgens on Growth, Survival, and Immunity in Eastern Bluebird Nestlings. *Physiological and Biochemical Zoology*, 78(4), s.570-578.
- Navarrete, A., van Schaik, C.P. & Isler, K.**, 2011. Energetics and the evolution of human brain size. *Nature*, 480(7375), s.91-94.
- Nealen, P.M. & Ricklefs, R.E.**, 2001. Early diversification of the avian brain:body relationship. *Journal of Zoology*, 253, s.391-404.
- O'Connor, R. J.** 1984. *The Growth and Development of Birds*. - John Wiley and Sons, New York. ISBN 0471903450.
- Pagel, M.D. & Harvey, P.H.**, 1988. How Mammals Produce Large-Brained Offspring. *Evolution*, 42(5), s.948-957.
- Pagel, M.D. & Harvey, P.H.**, 1989. Taxonomic differences in the scaling of brain on body weight among mammals. *Science (New York, N.Y.)*, 244(4912), s.1589-1593.
- Pepperberg, I.M.**, 2002. In search of King Solomon's ring : Cognitive and communicative studies of grey parrots (*Psittacus erithacus*). *Brain, Behavior and Evolution*, 59, s.54-67.
- Pfenning, A. R., Hara, E., Whitney, O., Rivas, M. V., Wang, R., Roulhac, P. L., ... & Mountcastle, J.**, 2014. Convergent transcriptional specializations in the brains of humans and song-learning birds. *Science*, 346(6215), 1256846.
- Portmann, A.**, 1946. Études sur la cérébralisation chez les oiseaux. cit. podle **Iwaniuk, A.N. & Nelson, J.E.**, 2003. Developmental differences are correlated with relative brain size in birds: a comparative analysis. *Canadian Journal of Zoology*, 81(12), pp.1913-1928.

- Portmann, A.**, 1947. Études sur la cérébralisation chez les oiseaux. II. Les indices intra-cérébraux. cit. podle **Striedter, G.F.**, 2005. Principles of brain evolution. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates. ISBN 0878938206.
- Pravosudov, V. V., Sanford, K. & Hahn, T.P.**, 2007. On the evolution of brain size in relation to migratory behaviour in birds. *Animal Behaviour*, 73(3), s.535-539.
- Prior, H., Schwarz, A. & Güntürkün, O.**, 2008. Mirror-Induced Behavior in the Magpie (*Pica pica*): Evidence of Self-Recognition. *PLoS Biology*, 6(8), s.1642-1650.
- Promislow, D.E.L.**, 1991. SENESCENCE IN NATURAL POPULATIONS OF MAMMALS: A COMPARATIVE STUDY. *Evolution*, 45(8), s.1869-1887.
- Prum, R. O., Berv, J. S., Dornburg, A., Field, D. J., Townsend, J. P., Lemmon, E. M., & Lemmon, A. R.**, 2015. A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. *Nature*.
- Puelles, L., Kuwana, E., Puelles, E., Bulfone, A., Shimamura, K., Keleher, J., ... & Rubenstein, J. L.**, 2000. Pallial and subpallial derivatives in the embryonic chick and mouse telencephalon, traced by the expression of the genes *Dlx-2*, *Emx-1*, *Nkx-2.1*, *Pax-6*, and *Tbr-1*. *Journal of Comparative Neurology*, 424(3), 409-438.
- Reader, S.M. & Lefebvre, L.**, 2001. Social learning and sociality. *Behavioral and Brain Sciences*, 24(2), s.353-355.
- Rehkämper, G., Frahm, H.D. & Cnotka, J.**, 2008. Mosaic evolution and adaptive brain component alteration under domestication seen on the background of evolutionary theory. *Brain, Behavior and Evolution*, 71(2), s.115-126.
- Reiner, A., Medina, L. & Veenman, C.L.**, 1998. Structural and functional evolution of the basal ganglia in vertebrates. *Brain research reviews*, 28(3), s.235-285.
- Reiner, A., Perkel, D. J., Bruce, L. L., Butler, A. B., Csillag, A., Kuenzel, W., ... & Wild, M.** 2004a. Revised nomenclature for avian telencephalon and some related brainstem nuclei. *Journal of Comparative Neurology*, 473(3), 377-414.
- Reiner A., Perkel, D. J., Bruce, L. L., Butler, A. B., Csillag, A., Kunzel, W., ... & Wild M.**, 2004b. The avian brain nomenclature forum: terminology for a new century in comparative neuroanatomy. *The Journal of comparative neurology*, 473, El.
- Ricklefs, R.E.**, 2004. THE COGNITIVE FACE OF AVIAN LIFE HISTORIES: The 2003 Margaret Morse Nice Lecture. *The Wilson Bulletin*, 116(2), s.119-133.
- Ricklefs, R.E., Scheuerlein, A. & Cohen, A.**, 2003. Age-related patterns of fertility in captive populations of birds and mammals. *Experimental Gerontology*, 38(7), s.741-745.
- Ricklefs, R.E. & Starck, J.M.**, 1998. The evolution of the developmental mode in birds. Pages 366-380 in *Avian growth and development: evolution within the altricial-precocial spectrum* (J. M. Starck and R. E. Ricklefs, Eds.). Oxford University Press, New York
- Riska, B. & Atchley, W.R.**, 1985. Genetics of Growth Predict Patterns of Brain-Size Evolution. *Science*, 229(4714), s.668-671.
- Robinson, W.R., Peters, R.H. & Zimmermann, J.**, 1983. The effects of body size and temperature on metabolic rate of organisms. *Canadian Journal of Zoology*, 61(2), s.281-288.

- Roth, G. & Dicke, U.**, 2005. Evolution of the brain and intelligence. *Trends in Cognitive Sciences*, 9(5), s.250-257.
- Safi, K., Seid, M. A., & Dechmann, D. K.**, 2005. Bigger is not always better: when brains get smaller. *Biology Letters*, 1(3), 283-286.
- Sacher, G.A.**, 1979. Erratum: Longevity and Aging in Vertebrate Evolution. *BioScience*, 29(8), s.448-448.
- Seed, A., Emery, N. & Clayton, N.**, 2009. Intelligence in corvids and apes: A case of convergent evolution? *Ethology*, 115(5), s.401-420.
- Shultz, S. & Dunbar, R.I.M.**, 2010. Social bonds in birds are associated with brain size and contingent on the correlated evolution of life-history and increased parental investment. *Biological Journal of the Linnean Society*, 100(1), s.111-123.
- Sibley, C. G., & Ahlquist, J. E.**, 1990. Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution. Yale University Press.
- Slack, K. E., Jones, C. M., Ando, T., Harrison, G. A., Fordyce, R. E., Arnason, U., & Penny, D.**, 2006. Early penguin fossils, plus mitochondrial genomes, calibrate avian evolution. *Molecular Biology and Evolution*, 23(6), 1144-1155.
- Smiseth, P.T., Pellissier, M. & Andrews, C.**, 2011. Hormonal regulation of offspring begging and mediation of parent e offspring conflict. *Animal Behaviour*, 81(3), s.507-517.
- Sol, D., Székely, T., Liker, A., & Lefebvre, L.**, 2007. Big-brained birds survive better in nature. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274(1611), 763-769.
- Sol, D., Garcia, N., Iwaniuk, A., Davis, K., Meade, A., Boyle, W. A., & Székely, T.**, 2010. Evolutionary divergence in brain size between migratory and resident birds. *PLoS One*, 5(3), e9617.
- Sol, D.**, 2009. Revisiting the cognitive buffer hypothesis for the evolution of large brains. *Biology letters*, 5(1), s.130-3.
- Sol, D., Duncan, R. P., Blackburn, T. M., Cassey, P., & Lefebvre, L.**, 2005b. Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(15), 5460-5465.
- Sol, D., Lefebvre, L. & Rodríguez-Teijeiro, J.D.**, 2005a. Brain size, innovative propensity and migratory behaviour in temperate Palaearctic birds. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*.
- Sorenson, M.D. & Payne, R.B.**, 2002. Molecular genetic perspectives on avian brood parasitism. *Integrative and comparative biology*, 42(2), s.388-400.
- Spencer, K. A., Buchanan, K. L., Leitner, S., Goldsmith, A. R., & Catchpole, C. K.**, 2005. Parasites affect song complexity and neural development in a songbird. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272(1576), 2037-2043.
- Starck, J. & Ricklefs, R.E.**, 1998 Avian growth and development: evolution within the altricial-precocial spectrum. New York: Oxford University Press, 1998. ISBN 0195106083.

- Stephan, H., Baron, G., & Frahm, H. D.** (1991). Comparative brain research in mammals, Vol. 1, Insectivora. Springer-Verlag, New York. Sutter, E. (1951) Growth and differentiation of brains in nidifugous and nidicolous birds. *Proceedings of the International Ornithological Congress*, 10, 636-644.
- Stephan, H., Frahm, H. & Baron, G.**, 1981. New and Revised Data on Volumes of Brain Structures in Insectivores and Primates. *Folia Primatologica*, 35, s.1-29.
- Striedter, G.F.**, 1997. The Telencephalon of Tetrapods in Evolution. *Brain, Behavior and Evolution*, 49, s.179-213.
- Striedter, G.F.**, 2005. Principles of brain evolution. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates., ISBN 0878938206.
- Ulinski, P. S.** (1983). Dorsal Ventricular Ridge. A Treatise on Forebrain Organization in Birds and Reptiles. Wiley Series in Neurobiology. New York: John Wiley & Sons.
- Uy, J.A.C. & Borgia, G.**, 2000. SEXUAL SELECTION DRIVES RAPID DIVERGENCE IN BOWERBIRD DISPLAY TRAITS. *Evolution*, 54(1), s.273-278.
- van Woerden, J. T., Willems, E. P., van Schaik, C. P., & Isler, K.**, 2012. Large brains buffer energetic effects of seasonal habitats in catarrhine primates. *Evolution*, 66(1), 191-199.
- Vander Wall, Stephen B.**, 1990. Food hoarding in animals. Chicago: University of Chicago Press. ISBN 0226847357.
- Viscor, G. & Fuster, J.F.**, 1987. Relationships between morphological parameters in birds with different flying habits. *Comparative Biochemistry and Physiology -- Part A: Physiology*, 87(2), s.231-249.
- Wada, K., Sakaguchi, H., Jarvis, E. D., & Hagiwara, M.**, 2004. Differential expression of glutamate receptors in avian neural pathways for learned vocalization. *Journal of Comparative Neurology*, 476(1), 44-64.
- Walsh, S.A. & Milner, A.C.**, 2011. *Halcyornis toliapicus* (Aves: Lower Eocene, England) indicates advanced neuromorphology in Mesozoic Neornithes. *Journal of Systematic Palaeontology*, s.173-181.
- Wikelski, M., Tarlow, E. M., Raim, A., Diehl, R. H., Larkin, R. P., & Visser, G. H.**, 2003. Avian metabolism: costs of migration in free-flying songbirds. *Nature*, 423(6941), 704-704.
- Winkler, H., Leisler, B. & Bernroider, G.**, 2004. Ecological constraints on the evolution of avian brains. *Journal of Ornithology*, 145(3), s.238-244.
- Wyles, J.S., Kunkel, J.G. & Wilson, C.**, 1983. Birds, behavior, and anatomical evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 80(14), s.4394-7.
- Zahavi, A.**, 1975. Mate selection-A selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, 53(1), s.205-214.
- Zeder, M.A.**, 2012. THE DOMESTICATION OF ANIMALS. *Journal of Anthropological Research*, 68(2), s.355-364.
- Zeier, H., & Karten, H. J.**, 1971. The archistriatum of the pigeon: organization of afferent and efferent connections. *Brain research*, 31(2), 313-326.